Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 387	41 S.	Stuttgart, 31. 3. 1986

Diagnostik, Verbreitung und Biologie der europäischen *Caenis*-Arten (Ephemeroptera: Caenidae)

Diagnoses, Distribution, and Biology of the European Species of the Genus *Caenis* (Ephemeroptera: Caenidae)

Von Peter Malzacher, Ludwigsburg

Mit 6 Abbildungen

Summary

(1.) Detailed diagnoses are given of the 12 *Caenis* species at present known in Europe.

(2.) *Caenis lactea* Pictet 1843 and *Caenis lactella* Eaton 1884 are stated to be synonyms of *Caenis horaria* (Linné 1758).

(3.) Two new subspecies of *Caenis macrura* and one of *Caenis pseudorivulorum* are described (*C. macrura helenica* ssp.n., *C. macrura minoica* ssp.n. and *C. pseudorivulorum belfiorei* ssp.n.).

(4.) *Caenis strugaensis* Ikonomov 1961, which is considered to be a good species, is described from new material.

(5.) There are intermediate stages between the species of the *pseudorivulorum*-group which may possibly be the result of hybridization.

(6.) The distribution, the biology, and the ecology of all species is outlined.

(7.) The life-cycles of the species depend on the latitude or rather on the climate. In Northern Europe most species are univoltine, but in the southern parts of the continent they have two or more generations a year.

(8.) Some characters of daily rhythms and swarming behaviour seem to be specific in species and species-groups.

(9.) A distribution-diagram as in the Limnofauna Europaea is given. A discussion of the types of distribution concludes the paper. The species *C. macrura* and *C. luctuosa* are presumed to have originated from an East-West disjunction indicated by their Mediterranean distribution.

Zusammenfassung

1. Für die 12 bis heute bekannten europäischen *Caenis*-Arten werden ausführliche Artdiagnosen gegeben.
2. *Caenis lactea* Pictet 1843 und *Caenis lactella* Eaton 1884 werden zu Synonymen von *Caenis horaria* (Linné 1758) erklärt.

3. Von *Caenis macrura* werden zwei neue Subspezies und von *Caenis pseudorivulorum* eine neue Unterart beschrieben (*C. macrura helenica* ssp.n., *C. macrura minoica* ssp.n. und *C. pseudorivulorum belfiorei* ssp.n.).
4. *Caenis strugaensis* Ikonomov 1961 wird als eigene Art geführt und anhand von neuem Material beschrieben.
5. Bei den Arten der *pseudorivulorum*-Gruppe gibt es Zwischenformen, die möglicherweise durch Bastardisierung entstanden sind.
6. Für alle Arten wird ein Abriß der Verbreitung, der Biologie und der Ökologie gegeben.
7. Der Lebenszyklus der einzelnen Arten ist von der geographischen Breite beziehungsweise von den klimatischen Verhältnissen abhängig. In Nordeuropa sind die meisten Arten univoltin, im Süden dagegen bi- oder polyvoltin.
8. In der Tagesrhythmik und beim Schwärmflug zeichnen sich art- und gruppenspezifische Verhaltensweisen ab.
9. Eine Zusammenfassung der Verbreitungsangaben nach dem Schema der Limnofauna Europaea und eine Diskussion der einzelnen Verbreitungstypen schließen die Arbeit ab. Für das Artenpaar *Caenis macrura*/*Caenis luctuosa* wird dabei eine Entstehung durch Ost-West-Disjunktion wahrscheinlich, wofür besonders das Verbreitungsbild im Mittelmeerraum Hinweise liefert.

Inhalt

1. Einleitung

In der vorhergegangenen Arbeit über europäische *Caenis*-Arten (Malzacher 1984) wurde hauptsächlich auf die Charakterisierung der Artengruppen Wert gelegt, während auf genaue Beschreibungen der einzelnen Arten aus technischen Gründen verzichtet werden mußte. Dies soll in der vorliegenden Arbeit nachgeholt werden. Dabei wurde angestrebt, alle diagnostisch verwertbaren Merkmale zu beschreiben und für jedes den Vergleich zwischen allen Arten zu ermöglichen. Dazu mußten die Abbildungen aus der oben genannten Arbeit herangezogen werden. *Alle Hinweise auf Tafel-Abbildungen beziehen sich auf* Malzacher *(1984)* und sind dort nachzusehen. Alle Angaben zum Bau der Eier wurden aus Malzacher (1982) entnommen. Die Untersuchungen ergaben, daß

die meisten Merkmale innerhalb einzelner Arten und Populationen sehr variabel sind. Es ist daher empfehlenswert, zur Diagnose und Unterscheidung nahe verwandter Arten möglichst viele Merkmale heranzuziehen. Im Falle von *Caenis pseudorivulorum/Caenis beskidensis* wurde dies durch Merkmalsprofile veranschaulicht. Die Beschreibungen von Verbreitung, Biologie und Ökologie enthalten alle mir bekanntgewordenen Literaturangaben zu diesen Themen sowie eigene Beobachtungen und Erkenntnisse.

Weitere Materialien, Hinweise und Anregungen erhielt ich von den Kollegen Dr. D. Braasch (Potsdam), Dr. N. Kluge (Leningrad), Dr. F. Krapp (Bonn) und Dr. Nilgün Kazanci (Ankara). Ihnen, wie auch allen, die schon in der ersten Arbeit namentlich genannt wurden, gilt mein aufrichtiger Dank.

2. Artdiagnosen

Von fast allen Arten werden männliche und weibliche Imagines und die Larven beschrieben. Von *C. strugaensis* standen keine Weibchen zur Verfügung und von *C. valentinae* sind die Larven unbekannt.

Die Subimagines beiderlei Geschlechts sind den Imagines sehr ähnlich. Sie unterscheiden sich lediglich durch einen dichten Trichombesatz der Oberfläche und im männlichen Geschlecht durch kürzere Vorderbeine und Cerci. Die männlichen Genitalien sind — mit Ausnahme der Penisform — mit den imaginalen identisch. Auf die Beschreibung der Subimagines wird daher verzichtet.

Die Beschreibung der Larven bezieht sich, soweit nicht anders vermerkt, auf ältere Larven und Nymphen. Lediglich die Beschreibung der Epidermispigmentierung *(EP)* basiert auf jungen Larven, da bei diesen die Pigmentmuster klarer ausgebildet sind. Die Chitinfärbung *(CF)* tritt dagegen erst bei älteren Larven voll in Erscheinung (cf. Malzacher 1984: 11 und 7). Für die beiden Färbungskomponenten werden im folgenden die obigen Abkürzungen verwendet.

2.1. *Die horaria-Gruppe*

2.1.1. *Caenis horaria* (Linné 1758)

Linné 1758: 547 (sub *Ephemera horaria*); — Stephens 1835: 61 (sub *Caenis dimidiata*); — Pictet 1843: 276 (sub *Caenis lactea*) syn. nov.; — Eaton 1871: 95 (sub *Caenis dimidiata*); — Eaton 1884: 142 (sub *Caenis dimidiata*); — Eaton 1884: 144 (sub *Caenis lactella*) syn. nov.; — Bengtsson 1912b: 6; — Bengtsson 1917: 181; — Kimmins 1954: 39; — Macan 1955: 129; — Saaristo 1966: 69; – Kimmins 1971: 312.

Bemerkungen zur Nomenklatur

Zunächst unter dem Namen *Caenis dimidiata* Stephens 1835 beschrieben. Die Synonymie *Caenis dimidiata* Stephens = *Ephemera horaria* Linné — von Wallengreen vertreten und von Bengtsson (1912b) schriftlich festgelegt — ist nach heutigen Gesichtspunkten fragwürdig und nicht nachprüfbar. Sie wurde jedoch von Kimmins (1971), bei der Aufstellung des Lectotypus von *C. dimidiata* aus der Stephensschen Sammlung, bekräftigt.

Unklar war bisher, welche Art Pictet (1843) unter *C. lactea* verstand (cf. Jacob 1974: 95). Pictet macht jedoch sehr genaue Angaben zur Lebensweise, wonach es sich bei *C. lactea* sensu Pictet um eine Art handelt, die im Sommer massenhaft an großen Seen (Genfer See) vorkommt. Sie fliegt sehr spät, erst nach Einbruch der Dunkelheit, und sammelt sich in großen Mengen am Licht. Dies trifft auf 2 Arten zu: *C. horaria* und *C. lactea* Burmeister. Die letztere fliegt allerdings erst im Spätsommer, und Massenflüge sind

nur von kleineren eutrophen Seen bekannt. PICTET gibt noch 2 Hinweise, die den eindeutigen Ausschluß von *C. lactea* Burmeister erlauben:

1. Abdomen weiß, mit undeutlichen dunklen Flecken an den Seiten der Segmente. (Bei *C. lactea* konzentriert sich die Färbung in der Mitte.)
2. Die Abbildung des männlichen Vorderbeines (Pl. 43: 3). Sie zeigt ein Verhältnis von Femur zu Tibia von 0,57. Dies fällt in den Bereich von *C. horaria* (0,53—0,58, im Gegensatz dazu *C. lactea:* 0,43—0,47). Auch das Längenverhältnis der Tarsalglieder entspricht dem von *C. horaria.*

Es gilt also: *Caenis lactea* Pictet 1843 = *Caenis horaria* (Linné 1758). Demnach ist auch (cf. JACOB 1974: 95/96): *Caenis lactella* Eaton 1884 = *Caenis horaria* (Linné 1758).

Material

Zahlreiche Tiere aller Entwicklungsstadien vom Bodenseegebiet sowie Larven von verschiedenen Fundorten Südwestdeutschlands. — ♂♂ (incl. Subimagines) aus Schleswig-Holstein (leg. FISCHER), aus der Eifel (leg. MÜLLER-LIEBENAU), aus Polen, Pommersche Seenplatte (leg. SOWA), von Lunz, Niederösterreich (coll. PUTHZ), Crna-Gora, Jugoslawien (coll. PUTHZ). — 1 ♂ (sub *lactella*) vom Madüsee (coll. MÜLLER-LIEBENAU), mehrere ♂♂ (sub. *lactea*) aus dem Wiener Museum. — ♀♀ (incl. Subimagines) aus der Bretagne (leg. THIBAULT). — Larven von Berlin, Havelseen (coll. PUTHZ) und aus dem Mündungsbereich des Ångeran, Schweden (leg. K. MÜLLER).

Männchen

Körperlänge [mm]: 3,2 (Extreme: 2,8—3,7), Flügellänge: 3,3 (3,1—3,6). Nach SARRISTO (1966): Körperlänge 2,5—4,1 und Flügellänge 2,6—4,0.

CF: Kopf und Pronotum weißlich bis gelbbraun, Mesonotum gelbbraun bis kastanienbraun oder dunkelbraun, Pleuren und Metanotum gleich, nur etwas schwächer. Abdomen hell weißlich bis gelblich-braun. Cerci weiß, ohne Ringelung. Beine weiß bis gelblich, Coxae, Kniegelenke und Vorderfemora manchmal braun getönt.

EP: Kopf und Pronotum entsprechen — mit großer Variabilität — dem Grundschema[1]). Kopf deutlich stärker pigmentiert als das Pronotum, welches eher zu einer Reduktion der EP neigt. Am Pronotum sind 2 (meist vorhandene) schwarze Punkte links und rechts der Mitte, nahe dem Hinterrand, artcharakteristisch. Oft auch in der Mitte des Mesonotum 2 paramediane schwarze Pigmentflecken. Die Abdominaltergite 1—6 und die Vorderhälfte des 7. mit EP. Bei stark gefärbten Exemplaren sind sie fast durchgehend schwarzbraun; dann auch auf den hellen Randstreifen der Tergite kleine schwarze Flecken. Bei den Tergiten 1, 2 und 7 kann die Färbung von der Mitte aus bis zur vollständigen Pigmentlosigkeit reduziert sein. Femora nahe dem distalen Ende (fast immer) mit einem kleinen schwarzen Fleck, den schon EATON (1871) beschrieb. Unregelmäßig geformte schwarze Makeln an Vorder- und Hinterflächen der Coxae. Vorderfemora manchmal diffus grau pigmentiert.

Fühlergeißel an der Basis stark und asymmetrisch erweitert (MALZACHER 1984: Taf. 10: 3). Die bauchige Vorwölbung ist dorsoventrad gerichtet und hat an ihrer Oberfläche eine in der Längsachse des Fühlers ausgerichtete schlitzförmige Vertiefung. Diese ist im Inneren von verdichtetem Zellmaterial umgeben. Die Vermutung liegt nahe, daß es sich hierbei um ein Sinnesorgan handeln könnte (Taf. 10: 4). Verhältnis von Vorderfemur zu -tibia 0,53—0,58. Tarsalglieder 1 und 2 etwas länger als 2—5. Prosternum gleichseitig dreieckig, mit konkaven Seiten. Hinterrand des 2. Abdominaltergits mit langem fingerförmigem Fortsatz.

---

[1]) MALZACHER (1984: 7—8).

Penis amboßförmig, mit dreieckigen Loben; Breite variabel. Penisschaft vom konvexen Hinterrand des Styligers nur teilweise bedeckt. Der schwer zu erkennende Styligersklerit ist kurz und sehr breit, mit 2 etwas nach innen gerichteten Apophysen am Vorderrand. Zentralsklerit nicht sichtbar (Taf. 1: 1—3). Gonopoden gerade und nach hinten gerichtet. Sie enden in einer langen, stark sklerotisierten Spitze, die ganz schwach nach innen abgewinkelt ist. Oberfläche mit echten Borsten und einigen Trichomen (Taf. 8: 1—4). Nach SAARISTO (1966) sind die Gonopoden manchmal leicht bräunlich getönt, selten auch die lateralen Ränder des Styliger (Lateralsklerite). Im Normalfall sind jedoch alle Teile der Genitalien hell-gelblich bis weiß.

Weibchen

Körperlänge [mm]: 3,8—5,8. Flügellänge: 3,6—5,0.

Färbung entspricht weitgehend der des Männchens. EP an Kopf und Prothorax diffuser. Am Abdomen, das durch die Eier eine gelbe Grundfärbung bekommt, ist die Pigmentierung meist auf die Tergite 3—6 beschränkt.

Basale Erweiterung der Fühlergeißel eckig abgesetzt, nicht so deutlich wie beim Männchen (Taf. 10: 2). Prosternaldreieck breiter als beim Männchen, die Seiten kaum konkav, Spitze verrundet oder offen. Mit fingerförmigem Fortsatz am 2. Abdominaltergit. Lateralfilamente, besonders an den Segmenten 5—8, lang (Taf. 11: 6).

Eier mit 2 Micropylen.

Larve

Körperlänge der Nymphe: Bis 6,5 mm.

CF: Meso- und Metanotum, große Teile des Kopfes und des Pronotum, die Deckkiemen, die lateralen Teile der Abdominaltergite und oft auch die Sternite im vorderen lateralen Bereich sind braungelb bis intensiv braun gefärbt, ebenso 2 mehr oder weniger breite Bänder in der Mitte der Tibien und die distalen Enden der Femora.

EP: Kopf zwischen den Ocellen manchmal diffus pigmentiert. Pro- und Mesonotum mit variablem Flecken- und Linienmuster und 2 charakteristischen schwarzen Punkten links und rechts der Mittellinie (Taf. 12: 1). Mehrere Pigmentflecke an den Pleuren und an den Coxen; ein kleiner schwarzer Fleck am distalen Ende der Femora. Die Abdominaltergite 1—6(7) sowie die Basis der Kiemen mit unterschiedlich starker EP. Manchmal auch kleine Flecke an den Vorderecken der Tergite 8 und 9. Alle Epidermispigmente, auch die im Vorderarm, sind tiefschwarz.

2. Segment des Labialpalpus entlang der Mittellinie etwa 1,5mal so lang wie das dritte (Abb. 1c). Wangenrand vor dem Auge leicht vorgewölbt. Ränder des Pronotum breit flügelartig abgesetzt. Sie divergieren nach vorne, sind etwa in der Mitte eingeknickt und bilden mit dem weit ausladenden und lateral vorgezogenen Vorderrand mehr oder weniger abgerundete Ecken (Taf. 13: 7). Seitenrand des Mesonotum (dorsad von der Coxa) mit einer deutlichen Vorwölbung, die etwas nach hinten gerichtet ist (Taf. 12: 1). Tarsalklauen der Vorderbeine lang, schmal und wenig gekrümmt (MACAN 1979). Die basale Bezahnung erreicht kaum die Mitte des Innenrandes (Taf. 13: 2). Transversale Borstenreihe auf den Vorderfemora besteht aus langen, dünnen, apikal schwach gefiederten Borsten. Microtrichien-Band an der Unterseite der Deckkieme aus kurzen Querreihen von je 2—4(5) breiten Schuppenborsten bestehend, die sich oft dachziegelartig überlagern (Taf. 18: 11). Abdominale Lateraldornen kräftig, mehr als ⅓ der Segmentlänge erreichend. Seiten des 9. Segmentes fast parallel, Hinterrand stark vorgewölbt, mit langen, kräftigen, zur Mitte gebogenen Borsten (Taf. 21: 2).

Dorsale Oberfläche von Kopf und Thorax mit feiner Körnchenstruktur. Im vorderen Drittel des Pronotum und am Innenrand der Flügelscheiden zum Teil raspelzahnartig. Abdominaltergite, Deckkiemen und Femora mit feinen spitzen Zähnchen. Dorsale Oberfläche mit zahlreichen langen Borstenhaaren besetzt. Dazwischen finden sich kürzere Borsten, die apikal gefiedert oder gespalten sein können. Andere verbreitern sich distal zu einer äußerst feinen, großflächigen Membran. Die hinteren Sternite mit feinen, an der Spitze manchmal gefiederten Borsten.

Verbreitung, Biologie und Ökologie

C. horaria ist in Europa weit verbreitet und häufig. Nicht nachgewiesen wurde die Art bisher in den Pyrenäen, in den Karpaten, im Kaukasus, in Kleinasien und den Kaspischen Niederungen.

Illies (1967) gibt eine paläarktische Verbreitung an.

Den hauptsächlichen Lebensraum bilden stehende Gewässer aller Art, wie sie in den Rückzugsgebieten der letzten Vereisung gehäuft auftreten. Bezüglich des Trophiegrades stellt die Art kaum Ansprüche. In Süddeutschland kommt sie im oligotrophen Feldsee ebenso vor, wie in den verschiedenen mesotrophen Bereichen des Bodensees und in eutrophen Teichen und Altwässern. Lediglich die Populationsdichte ist — über das Nahrungsangebot — mit dem Trophiegrad korreliert. Mothes fand 1967 in den eutropheren Teilen des Stechlinsees Besiedlungsdichten bis zu 9500 Individuen pro m^2; in den oligotropheren Teilen liegen die Maximalwerte bei 4700. Im Litoral des Bodensees findet man die Larven hauptsächlich auf verfestigtem Geröllgrund (Stein- und Kiespflaster, Malzacher 1973), wo sehr feiner Pflanzen-Detritus (vermischt mit einzelligen Algen, Bakterien etc.) sedimentiert wird. Das Gemisch ist durch gallertbildende Diatomeen und durch die Abscheidungen anderer Makroinvertebraten verfestigt. Neben stehenden Gewässern wird die Stillwasserzone des Potamal im β-mesosaproben Bereich besiedelt (Jacob 1972); häufig auch Brackwasser, so zum Beispiel große Teile des Ostsee-Litorals, bei einer Salinität bis zu 5,5‰ (Saaristo 1966, Lingdell & Müller 1979, 1982).

Eine winterliche Diapause in der Entwicklung der Larven wird von mehreren Autoren beschrieben. Ansonsten ist der Lebenszyklus, je nach geographischer Lage und den Klimabedingungen oft unterschiedlich. In Böhmen haben die Larven bis zur Überwinterung einen erheblichen Teil ihrer Entwicklung durchlaufen. Der Frühjahrsgeneration folgt nach 2—3 Monaten eine (in sehr günstigen Fällen sogar 2) kurz aufeinanderfolgende Sommergeneration(en) (Landa 1968). Zwei Generationen pro Jahr beschreibt auch Jaździewska (1971) für Polen. Nach Lichtenberg (1973) erreichen die Larven bei Wien bis zur Diapause nur eine Größe von 1—2 mm. Das Wachstum setzt im März wieder ein. Die Flugzeit dauert von Ende Mai bis Ende August, was auch den Verhältnissen am Bodensee entspricht. In beiden Fällen müssen 2 kurz aufeinanderfolgende Sommergenerationen angenommen werden. In Nord- und Nordwesteuropa wurde dagegen nur eine Generation beobachtet. Die Imagines fliegen in England und Norwegen von Juni bis Juli (Moon 1938 und Brittain 1974) oder von August bis September (Lingdell & Müller 1982). Andererseits gibt Aro (1928) für Finnland eine sehr lange Flugperiode, nämlich Mai bis September an. Auf eine Abhängigkeit von der Gewässertemperatur weisen Lingdell & Müller (1981) hin. Nach Zufuhr von Kühlwasser eines neu in Betrieb genommenen Reaktors in einen Testsee brachte dieser eine zusätzliche Herbstgeneration hervor.

Nach Kurtze (1974) ist *C. horaria* ein Dämmerungsflieger. Seine Beobachtungen bei Kiel ergaben, daß die Schwarmaktivität ihr Maximum in der Regel sogar erst nach Ablauf der bürgerlichen Dämmerung, d.h. nach Eintritt völliger Dunkelheit erreicht und Anfang Juli erst nach Mitternacht zu Ende geht. Ganz ähnlich sind meine eigenen Beobachtungen

vom Bodensee. Die Subimagines schlüpfen etwa ab 19⁰⁰ Uhr, um sich im Verlauf von ½ Stunde noch einmal zu häuten. Die Hauptflugzeit ist nach Eintritt der Dunkelheit. Dann schwärmen die Männchen über der Uferbank und den seenahen Uferbereichen. Diese Schwärmzone, je 5—10 m land- und seewärts der Uferlinie, gibt auch SAVOLAINEN (1978) an. An südfinnischen Gewässern konnte er *C. horaria* ebenfalls nur in den Abendstunden (von 18⁰⁰ bis 21⁰⁰ Uhr und später) beobachten. Er beschreibt auch Form und Größe der Schwärme und ihre Abhängigkeit vom Wind. LICHTENBERG (1973) berichtet auch von Schwärmen in der Morgendämmerung (?).

2.1.2. *Caenis robusta* Eaton 1884

EATON 1884: 145; — BENGTSSON 1912a: 107 (sub *Caenis incus*); — BENGTSSON 1913: 295 (sub *Caenis incus*); — BENGTSSON 1917: 181 (sub *Caenis incus*); — KIMMINS 1954: 39; — MACAN 1955: 131; — MÜLLER-LIEBENAU 1958: 59; — SAARISTO 1966: 78.

Bemerkungen zur Nomenklatur

DEGRANGE (1957b) erkannte, daß die Beschreibungen der Imagines und Nymphen von *C. robusta* durch KIMMINS (1954) und MACAN (1955) in allen diagnostischen Details mit der Beschreibung von *C. incus* durch BENGTSSON (1912a und 1917) identisch sind. Seine eigenen Untersuchungen der charakteristischen, von BENGTSSON (1913) beschriebenen Eistrukturen gaben dann die Gewißheit, daß die beiden Arten konspezifisch sind. Dies bestätigte auch SAARISTO (1966), der Paratypen von BENGTSSON untersuchte. Eine ausführliche Diagnose der Art gab MÜLLER-LIEBENAU (1958).

Material

Zahlreiche Nymphen und Larven aller Größen aus dem Bodenseegebiet. — 1 ♂, mehrere ♀♀, viele Larven und Exuvien sowie Subimagines beiderlei Geschlechts von Krefeld (leg. MÜLLER-LIEBENAU). — Zahlreiche ♂♂ und ♀♀ aus Schleswig-Holstein (coll. MÜLLER-LIEBENAU). — 1 ♂ und 2 Nymphen von Dresden (leg. JACOB), 1 Nymphe aus Polen, Pommersche Seenplatte (coll. SOWA). — Zahlreiche ♂♂, 2 ♀♀ aus Jugoslawien, Crna Gora (coll. PUTHZ). — 2 ♂♂, 1 ♀ aus der Türkei, Antalya (coll. PUTHZ).

Männchen

Körperlänge [mm]: 4,4 (3,9—5,0). Flügellänge: 3,8 (3,5—4,0). Im Gegensatz zu den meisten anderen Arten sind die Flügel deutlich kürzer als der Körper.

CF: Kopf und Pronotum gelbbraun bis mittelbraun. Meso- und Metanotum helltabakbraun bis dunkelbraun. Abdomen hell. Cerci weiß, ohne Ringelung. Beine weiß, Vorderfemora, Knie und Basis der Tibien bräunlich.

EP: Vertexregion annähernd pigmentfrei; Teile von Frons und Oberlippe, die Fühlerbasen und der Hinterrand der Augenbasen dagegen stark pigmentiert. Pronotum entsprechend dem Grundschema, aber mit großen hellen Flächen seitlich des nur schwachen medianen Flecks. Stark pigmentiert sind der Teil vor der Querfalte, die Seitenränder und die Hinterecken. Oft EP im Bereich von Scutellum und Postscutum des Mesonotum. Mehrere Flecken an Meso- und Metapleuren. Alle Tergite seitlich der hellen Mittellinie mit EP, oft mit lateralen hellen Einbuchtungen, die im 7. und 8. Segment besonders groß und halbkreisförmig sind. Eine Reduzierung der Flecken ist möglich bis auf kleine Pigmentreste neben den abgesetzten Lateralflächen, an den Hinterrändern oder seitlich der Mittellinie. Das 7. Tergit kann völlig hell sein. C, Sc und R (manchmal auch die basalen Teile von M und C_1) von graubraunem Pigment flankiert.

Verhältnis von Vorderfemur zu -tibia 0,65—0,72. Tarsalglieder 1 und 2 zusammen

deutlich kürzer als 3—5. Prosternaldreieck lang, mit relativ schmaler Basis und leicht konvexen Seiten. 2. Abdominaltergit mit fingerförmigem Fortsatz. Segmente 4—8 mit sehr langen Lateralfilamenten.

Penis amboßförmig, mit weit ausladenden Loben und kurzer Penisfurche. Der breite, schwer zu erkennende Styligersklerit hat 2 lange, nach innen gebogene Apophysen (MALZACHER 1984: Taf. 2: 1—2). Gonopoden kurz, nur etwa halb so lang wie der Penis. Die sklerotisierte Spitze kann mehr oder weniger stark reduziert sein (Taf. 8: 5—7). Genitalien — bis auf den länglich-ovalen, bräunlich gefärbten Zentralsklerit — weiß. Lateralfortsätze des 9. Segments bei verschiedenen Populationen oft von unterschiedlicher Länge (cf. Taf. 2: 1 und 2).

Weibchen

Körperlänge [mm]: 4,5—7,0. Flügellänge: 4,8—5,6.

Färbung entspricht der des Männchens. EP am Abdomen manchmal etwas kräftiger.

Prosternalfortsatz langgestreckt. Seiten im vorderen Drittel etwas nach innen gebogen. Spitze breit stumpf oder offen. Mit fingerförmigem Fortsatz am 2. Abdominaltergit, manchmal auch ein sehr kurzer Fortsatz am 1. Tergit. Lateralfortsätze sehr lang, mit breiter Basis und scharfer Spitze.

Eier mit 2 Epithemata, die aus langen, um die Pole gewundenen Fäden bestehen. Chorion mit Netzleisten.

Larve

Körperlänge der Nymphe: Bis 9 mm.

CF: Gelbbraun bis dunkelbraun, mit charakteristischer heller Zeichnung: Ein heller Mittelstreifen über Kopf, Thorax und die vorderen Abdominaltergite. Mesonotum jederseits mit 6 großen Flecken. Zahlreiche, dicht stehende helle Punkte auf Vertex, Pro- und Mesonotum. Auch die Adern der Flügelanlage sind hell.

EP: Pigmentflecken um die Fühlerbasen und am Hinterrand des Kopfes neben den Augen. Pronotum mit einigen zusammenfließenden Flecken am Seitenrand (im vorderen Drittel) und einem schmalen Band am Hinterrand. Mesonotum mit EP an den Schultern und der Basis der Flügelanlagen. Außerdem 2 intensiv schwarze Flecken hinter den Schultern. Bei jungen Larven ist der Innenrand der Flügelscheiden schwarz gezeichnet (Taf. 12: 4). Metanotum mit einem unterbrochenen Querband. Abdominaltergite ähnlich gezeichnet wie bei der Imago. Besonders schön sind die seitlichen Einbuchtungen und die Pigmentverdichtungen am Hinterrand oder im vorderen Drittel der Tergite zu sehen. EP findet sich auch an den Pleuren des Thorax und je ein kleiner kräftiger Fleck an der Hinterseite jeder Coxa.

2. Segment des Labialpalpus 0,8 bis 1,0mal so lang wie das dritte (Abb. 1a). Wangenrand vor den Augen nur ganz schwach vorgewölbt (Abb. 2a). Vorderrand des Pronotum gerade, lateral nicht vorgezogen. Seitenränder parallel oder nach vorne schwach divergierend, im vorderen Drittel nach außen abgeknickt. Sie bilden mit dem Vorderrand eine scharfe Ecke, die manchmal hakenartig nach vorne gebogen ist (Taf. 13: 9). Tarsalklauen distal stark eingekrümmt. Etwa ⅔ des Innenrandes mit kräftigen Zähnchen besetzt (Taf. 13: 1). Kräftige Borsten entlang der Mittellinie der Vorderfemora; keine transversale Borstenreihe. Das Microtrichien-Band an den Deckkiemen besteht aus Querreihen von (4)5—8 gefiederten Schuppenborsten. Die äußeren Borsten der Reihen sind meist schmäler als die innen gelegenen (Taf. 18: 13). Posteriomedianer Fortsatz am 2. Abdominaltergit

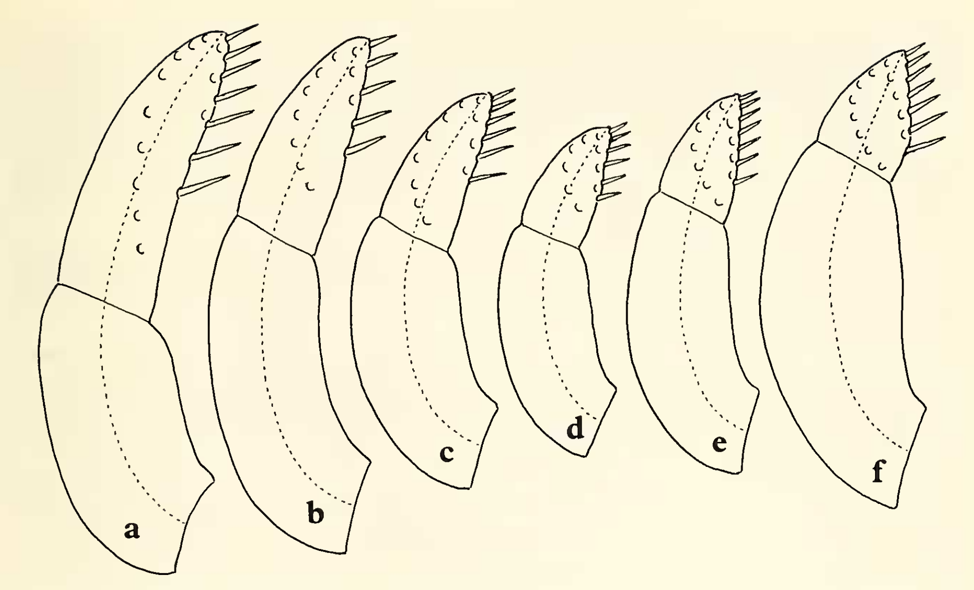


Abb. 1. Zweites und drittes Segment des Labialpalpus. — a. *C. robusta,* — b. *C. lactea,* — c. *C. horaria,* — d. *C. pseudorivulorum,* — e. *C. beskidensis,* — f. *C. macrura.*

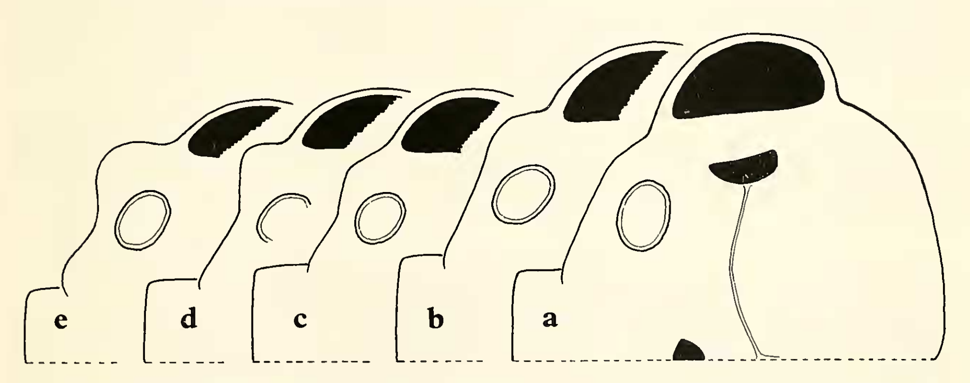


Abb. 2. Wangenrand zwischen Auge und Clypeus. — a. *C. robusta,* — b. *C. luctuosa,* — c. *C. pseudorivulorum,* — d. *C. beskidensis,* — e. *C. rivulorum.*

kurz und spitz. Lateraldornen flügelartig erweitert; erreichen bis zu ⅔ der Segmentlänge. Seiten des 9. Segmentes fast gerade und parallel oder schwach nach hinten konvergierend. Hinterrand etwa halbkreisförmig, mit langen dünnen, zur Mitte gebogenen Borsten (Taf. 19).

Die Oberflächenstruktur ist der von *C. horaria* ähnlich. Neben langen dünnen Borsten gibt es kurze, pinselförmige an Mesonotum, Flügelscheiden, Deckkiemen, Femora sowie an Ober- und Unterseite des Abdomens (Taf. 26: 6).

Verbreitung, Biologie und Ökologie

In folgenden Ländern wurde die Art nachgewiesen: Frankreich (Degrange 1957a), Holland, locus typicus (Eaton 1884), England (Kimmins 1954), Dänemark (Berg 1948, Jensen 1956),

Schweden (BENGTSSON 1912a, 1917), Finnland (SAARISTO 1966), Polen (POPRAWSKA 1960, leg. SOWA), UdSSR (TSHERNOVA 1928, 1964, SHADIN nach DEGRANGE 1957), Ungarn (UJHELYI 1966), Jugoslawien (SAMAL nach MÜLLER-LIEBENAU 1958, TANASIJEVIĆ 1981, siehe auch unter Material), Bulgarien (RUSSEV 1966, 1983, 1984), Griechenland (PUTHZ 1980) und Türkei (siehe unter Material). — In der DDR wurde die Art mehrfach an verschiedenen Stellen gefunden (JACOB 1972), in Westdeutschland neben den Funden vom Niederrhein (MÜLLER-LIEBENAU 1958) und aus dem Bodenseegebiet (MALZACHER 1981); auch in Schleswig-Holstein (KURTZE 1974; VERMEHREN & FISCHER, unveröffentlicht).

C. robusta ist in Osteuropa und im östlichen Mitteleuropa häufiger als im Westen. Auf der iberischen Halbinsel und in Italien fehlt sie ganz. Die Art ist daher vermutlich sibirischen Ursprungs (JACOB 1972).

Die *robusta*-Larven bewohnen sowohl Seen und Teiche als auch die Stillwasserzone kalkhaltiger Fließgewässer (KIMMINS 1954, DEGRANGE 1957a). Eine Vorliebe für stark eutrophierte Gewässer ist jedoch unverkennbar (MÜLLER-LIEBENAU 1958, MALZACHER 1973, 1982). Der Kalkgehalt ist offenbar nicht entscheidend, da JACOB sie auch in Moorteichen fand. Auch in schwachem Brackwasser kommt die Art vor (JENSEN 1956, SAARISTO 1966). Die Larven leben an Wasserpflanzen wie *Ceratophyllum*, *Nymphaea*, *Nuphar* aber auch an algenbewachsenen Steinen oder auf detritusreichem Sediment. Oft sind sie mit *Cloeon*-Arten und *Setodes tineiformis* (Trichoptera) vergesellschaftet (DEGRANGE 1957a, MÜLLER-LIEBENAU 1958, TANASIJEVIĆ 1981).

In Gegenden mit kühlerem Klima ist *C. robusta* offensichtlich univoltin (MACAN 1979, MÜLLER-LIEBENAU 1958). LANDA (1968) beschreibt für die Tschechoslowakei 2 Generationen pro Jahr, mit den Flugzeiten von Mai bis Anfang Juni und von Mitte Juli bis Ende August. — Die Larven wachsen bis September und haben dann eine winterliche Diapause bis März (BRADBEER & SAVAGE, nach MACAN 1979).

Auch *C. robusta* ist, wie die vorige Art, ein Dämmerungsflieger. Nach MÜLLER-LIEBENAU (1958) schlüpfen die Subimagines bei Sonnenuntergang. Die Schwarm-Maxima liegen auch bei dieser Art in der astronomischen (der völligen) Dämmerung: Anfang Juli dauert der Flug bis Mitternacht (KURTZE 1974).

2.1.3. *Caenis strugaensis* Ikonomow 1961

IKONOMOV 1961: 11; — IKONOMOV 1961 (sub *lychnidensis*).

Bemerkungen zur Nomenklatur

Bei der Durchsicht der Originalbeschreibung von IKONOMOV fiel mir auf, daß seine Abbildungen einige larvale Details enthalten, die sehr den betreffenden Strukturen bei *C. robusta* ähneln. IKONOMOV hatte die Art jedoch als nächst verwandt mit *C. horaria* beschrieben. In anderen Merkmalen wiederum wichen die Larven von *C. robusta* ab. Mir liegen nun einige Männchen und Larven von der Insel Korfu vor (ca. 150 km Luftlinie vom locus typicus von *C. strugaensis* entfernt), die mir Dr. MALICKY zur Bearbeitung überließ. Diese Tiere sind einmal — auch aufgrund der männlichen Genitalmorphologie — sehr nahe mit *C. robusta* verwandt, zum andern sind die diagnostisch relevanten Larvalmerkmale mit den bei IKONOMOV abgebildeten praktisch identisch. Mit großer Wahrscheinlichkeit handelt es sich also um *C. strugaensis*. Inzwischen erfuhr ich, daß kein Typenmaterial dieser Art existiert. Ich beschreibe daher *C. strugaensis* anhand des Korfu-Materials neu.

Material

Etwa 40 Männchen und 3 Larven vom Ufer eines kleinen Weihers östlich von Temploni auf der Insel Korfu (= Kerkyra) (leg. MALICKY).

Männchen

Die Männchen stammen aus 2 Proben, eine vom Juni und eine vom September. Zwischen den Tieren beider Proben besteht ein deutlicher Größenunterschied.

Körperlänge [mm]: Juni-Tiere: 4,2 (Extreme: 3,6—4,7). September-Tiere: 3,5 (3,1—4,0). — IKONOMOV: 3,2—3,4. — Flügellänge: Juni-Tiere: 3,2 (2,9—3,6). September-Tiere: 2,6 (2,2—2,9).

CF: Kopf und Pronotum hell gelbbraun. Die Seitenflächen des Pronotum, eine Querbinde über den Vertex und ein Fleck hinter dem Frontalocellus, sowie die Basis des Pedicellus und der Fühlergeißel etwas intensiver braun gefärbt. Meso- und Metanotum und die Pleuren tabakbraun. Abdomen gelblichweiß. Beine hell, Coxae, Femora und Patellae der Vorderbeine braun gefleckt.

EP: Entspricht weitgehend *C. robusta,* nur sind die Pigmenteinlagerungen noch spärlicher. Am Abdomen sind meist nur die Hinterränder der Tergite gefärbt. Auf den Tergiten 3—6 kann sich die Pigmentierung etwas nach vorn ausdehnen. Stark geschwärzt sind die Augenbasen. Auffällig auch eine homogene Pigmentierung der Intersegmentalhaut zwischen Pro- und Mesosternum.

Proportionen der Vorderbeine und Form des Prosternum wie bei *C. robusta.* Fingerförmiger Fortsatz etwas kräftiger; auch auf dem 1. Tergit meist ein kleiner Fortsatz (MALZACHER 1984: Taf. 11: 9).

Penisloben weniger ausladend als bei *C. robusta.* Ihr Vorderrand ist mehr am Penisschaft herabgezogen, so daß dieser kürzer erscheint. Penis lateral mit bräunlicher Sklerotisierung. Zentralsklerit meist deutlich, Styligersklerit schwach bräunlich. Letzterer mit 2 sehr langen, kräftigen, nach innen gebogenen Apophysen (Taf. 2: 3—4). Gonopoden kurz; Spitze meist reduziert und von einigen kleinen Börstchen überragt (Taf. 8: 8—10).

Larve

CF: Etwas heller als bei der vorigen Art. Mittelstreifen über Kopf und Thorax sehr schmal. Große helle Flecken nur vor den Flügelanlagen.

EP: Ist nur in Spuren vorhanden.

Labialpalpus und Wangenrand wie bei *C. robusta.* Vorderrand des Pronotum lateral stark nach hinten abgewinkelt. Vorderecken daher deutlich zurückgesetzt. Sie bilden einen stumpfen Winkel und sind nicht so scharfeckig wie bei der vorigen Art (Taf. 13: 8). Borsten auf den Vorderfemora in einer Längsreihe angeordnet. Sie sind basal auffallend breit und laufen in eine lange dünne Spitze aus. Einzelne Borsten außerhalb der Reihe deuten manchmal eine Querreihe an (Taf. 17: 1—2).

Das Microtrichien-Band an der Deckkieme besteht aus Querreihen von 4—5 (6) Schuppenborsten. Sie sind breit und überdecken sich dachziegelartig. Die Reihen stehen sehr dicht nebeneinander (Taf. 18:12). Die beiden letzten Abdominalsegmente mit geraden und parallelen Seitenrändern und kurzen breiten Lateraldornen. Bei den davorliegenden Segmenten sind sie dagegen groß und weit ausladend wie bei *C. robusta* (Taf. 20). Die Microtrichien der Körperoberfläche sind breiter und buschiger.

Verbreitung, Biologie und Ökologie

Die Art wurde bisher in Westmakedonien, am Ochrid- und Prespasee und auf der Insel Korfu gefunden. Die Larven leben in kleineren und größeren stehenden Gewässern im seichten Bereich, auf Wasserpflanzen und kommen auch in langsam fließendem Wasser vor. Auf Korfu war der Fundort ein seichter Weiher in einer Doline mit einer sommerli-

chen Wassertemperatur von 19—27 °C. Hier bildet die Art wahrscheinlich eine Sommer- und eine Herbstgeneration aus; die Tiere der letzteren sind deutlich kleiner. Die Subimagines häuten sich im Flug bei Sonnenuntergang (IKONOMOV 1961).

2.2. *Die rivulorum-Gruppe*

2.2.1. *Caenis rivulorum* Eaton 1884

EATON 1884: 143 (sub *Caenis dimidiata*, var. *rivulorum*); — EATON 1888: 340; — BENGTSSON 1917: 181 (sub *Caenis nivea*); — KIMMINS 1954: 39; — MACAN 1955: 138; — SAARISTO 1966: 75.

Bemerkungen zur Nomenklatur

SAARISTO erkannte anhand der Paratypen von *C. nivea* die Synonymie mit *C. rivulorum*. Obwohl BENGTSSON (1917) bemerkt hatte, daß sich beide sehr ähnlich sind, beschrieb er eine neue Art, wobei er Färbungsunterschiede am Abdomen zwischen schwedischen und englischen Tieren überbewertete. Außerdem führte er die auffällige Gonopoden- und Penisform an, die EATON bei *C. rivulorum* jedoch gar nicht beschrieben hatte.

Material

Zahlreiche ♂♂ (incl. Subimagines), mehrere ♀♀ und weibliche Subimagines aus der Donau oberhalb von Ulm. — Nymphen und Larven aller Größen aus mehreren Fließgewässern Südwestdeutschlands (Donau, Argen, Riß, Wolfach). — 6 ♂♂ und 2 ♀♀ aus der Sauer (leg. MÜLLER-LIEBENAU). — Mehrere ♂♂ von der Eder (leg. MARTEN). — 1 ♀ und 2 ♂♂ aus Polen (coll. SOWA). — Mehrere Larven und Nymphen vom River Hodder, England (coll. MACAN). — 3 ♂♂, 1 männliche Subimago und 1 ♀ vom Lissuraga, französische Pyrenäen (leg. THIBAULT).

Männchen

Körperlänge [mm]: 2,9 (Extreme: 2,5—3,1) (Tiere aus der Donau). 2,6 (2,3—2,7) (aus der Eder). Flügellänge: 3,0 (2,8—3,2) (Donau). 2,5 (2,3—2,6) (Eder). Die Individuen der Edertal-Population sind nicht nur kleiner, sondern auch deutlich schlanker als die Tiere aus der Donau. Noch kleiner sind die schwedischen Exemplare (nach BENGTSSON: 2,0—2,5 mm Körperlänge), während EATON in der Erstbeschreibung eine Flügellänge von 3 mm angibt.

CF: Meso- und Metanotum gelbbraun, Nähte oder verdickte Leisten etwas dunkler. Pleuren etwas heller. Pronotum und meist auch der Kopf mit hellgelber CF, alle übrigen Teile weiß.

EP: Über die ganze Dorsalfläche des Kopfes Einlagerung von dunkelrotbraunem Pigment, mit Verdichtungen am Hinterrand und zwischen Frontal- und Randocellen. Die Zeichnung des Prothorax ist sehr intensiv und kontrastreich und entspricht in etwa dem Grundschema. Abdominaltergite 1, 2 (und 3) manchmal von den Seiten her mehr oder weniger stark pigmentiert (für englische Exemplare von EATON und KIMMINS beschrieben), oft jedoch ist das ganze Abdomen weiß. Vorderfemora auffällig dunkel pigmentiert, die Flügel entlang der vorderen Adern rötlichbraun. Das weiße Abdomen und der relativ helle Meso- und Metathorax stehen in auffälligem Kontrast zu den stark pigmentierten Teilen Pronotum, Kopf und Vorderfemora.

Vorderbeine sehr lang und schlank. Verhältnis Vorderfemur zu -tibia 0,39—0,44. Dünnhäutiger Fortsatz an der Mittelnaht des Mesonotum groß und dreieckig; etwa von der Form einer Haifisch-Rückenflosse. Langer fingerförmiger Fortsatz am 2. Abdominaltergit; an der Basis etwas verbreitert. Lateralfortsätze kurz, aber deutlich sichtbar (MALZACHER 1984: Taf. 11: 5).

Penisloben seitlich sehr weit ausladend. Hinterrand gerade oder, durch Zurückbiegen der Loben, mehr oder weniger V-förmig (Extremfall bei Saaristo 1966: 75, Fig. 4b). Styliger hinten abgerundet, den Penisschaft nur basal bedeckend. Styligersklerit schmal, mit kurzen und breiten Apophysen (Taf. 1: 4—6). Gonopoden lang und schmal, mit gerader, stark sklerotisierter Spitze; in der Mitte abgeknickt oder gebogen. Diese Form läßt die Spitze in normaler Haltung nach hinten zeigen, obwohl der basale Teil, stärker als bei anderen Arten nach der Seite absteht (Taf. 8: 11—13). Genitalien fast immer ungefärbt. Selten können die Lateralsklerite, die Basis der Gonopoden, und — sehr schwach — auch der Styligersklerit bräunlich getönt sein.

Weibchen

Körperlänge [mm]: 2,7—4,0. Flügellänge: 3,0—3,6.

Färbung dem Männchen sehr ähnlich. Vertex-Felder meist heller. Fortsätze an Mesonotum und Abdomen wie beim Männchen.

Eier mit sehr langer Micropyle, die an der schlitzförmigen Öffnung stark dreieckig erweitert ist.

Larve

Körperlänge der Nymphe: Bis 4,5 mm.

CF: Gelbbraun. Ränder des Thorax, 2 hufeisenförmige Flecken (die die Flügelbasen umgeben), die Abdominaltergite vor und hinter den Deckkiemen, Fühler, Beine und die Ventralseite hell weißlich-gelb.

EP: Kopf zwischen den Ocellen intensiv pigmentiert. Pro- und Mesonotum mit meist deutlichem, aber etwas reduziertem Grundmuster (Taf. 12: 5). Auffälligstes Merkmal der im ganzen schwach gefärbten Larven ist die helle Färbung der Abdominaltergite, die von den dunklen Deckkiemen unterbrochen wird (Macan 1955).

2. Segment des Labialpalpus entlang der Mittellinie etwa 1,5mal so lang wie das dritte. Wangenrand vor dem Auge sehr stark, fast halbkreisförmig vorgewölbt (Abb. 2e). Seitenränder des Pronotum leicht konvex, nach vorn manchmal etwas konvergierend (Taf. 13: 13). Spitzen der Tarsalklauen stärker eingebogen als bei *C. horaria,* jedoch nicht so extrem wie bei *C. robusta* (Taf. 13: 3). Die transversale Borstenreihe auf den Vorderfemora verläuft schräg und besteht aus 3—7 schmalen und relativ kurzen, pseudobifiden Borsten. Das Microtrichen-Band an den Deckkiemen besteht in der Regel aus einzelnen schuppenförmigen Börstchen. In manchen Fällen ist jedoch eine Tendenz zu kurzen Querreihen aus 2—(3) Börstchen erkenntlich (Taf. 18: 9 und 10). Die kurzen Börstchen sitzen auf breiten geraden Basen und sind fast bis zum Grund gefiedert. Lateraldornen erreichen ⅓ bis ¼ der Segmentlänge, sind also weniger auffällig als bei den vorigen Arten. 9. Segment verkürzt, hinten abgestutzt, meist mit geradem Hinterrand; bei manchen Populationen jedoch sehr variabel (cf. Taf. 22: 1). Borsten am Hinterrand lang und kräftig; distal gefiedert. Posteriomedianer Fortsatz auf dem 2. Tergit apikal stumpf abgerundet. — Dorsalseite mit ziemlich gleichmäßiger, grober Körnchenstruktur; etwas abgeschwächt auch an vielen Stellen der Ventralseite. Oberfläche mit zahlreichen, äußerst zarten und dicht anliegenden Microtrichien; lichtoptisch nur sehr schwer erkennbar. Sie entsprechen etwa den auf Taf. 26, Fig. 2 abgebildeten, bestehen jedoch aus weniger Strahlen, und die Löcher in den Zwischenräumen sind sehr unregelmäßig angeordnet.

Verbreitung, Biologie und Ökologie

C. rivulorum wurde bisher aus folgenden Ländern gemeldet: England (EATON 1884, KIMMINS 1954, MACAN, 1955, 1979, ARMITAGE 1976), Irland (FAHY 1973), Dänemark (JENSEN 1956, BENGTSSON et alii 1972, MADSEN et alii 1977), Schweden (BENGTSSON 1917, ULFSTRAND et alii 1974), Finnland (SAARISTO 1966), Frankreich (DEGRANGE 1957a, THIBAULT 1971), Polen (GLOWACINSKI 1968, KEFFERMÜLLER 1960, SOWA 1973, 1975), UdSSR (TIENSU 1939, RUSSEV 1964, TSHERNOVA 1964), Spanien (ALBA-TERCEDOR 1981), Bulgarien (RUSSEV 1966, 1967, UZUNOV et alii 1981), CSSR (SOLDAN, 1983).

In Deutschland wurde die Art erst in jüngerer Zeit gefunden, besonders häufig in Südwestdeutschland (MALZACHER 1973, 1981); außerdem in der Eifel (MÜLLER-LIEBENAU, unveröffentlicht), in Schleswig-Holstein (FISCHER, unveröffentlicht) und im Hessischen Bergland (leg. MARTEN). In der DDR ist sie bisher nicht nachgewiesen.

Nach bisherigen Erkenntnissen kommt die Art nur in Fließgewässern vor, und zwar in kleineren und größeren Flüssen der Ebene, als auch in Bergbächen bis in die obere Forellenregion (THIBAULT 1971). Pflanzendetritus auf steinigem Grund wird bevorzugt besiedelt, kaum dagegen Aufwuchspflanzen wie Algen und Moose (EGGLISHAW 1969).

Der Entwicklungszyklus wurde von THIBAULT (1971) (Südwestfrankreich), von FAHY (1973) (Westirland), von ARMITAGE (1976) (Mittelengland) und von SOWA (1975) (Südpolen) beschrieben. Danach wachsen die jungen Larven der univoltinen Art, nach einer Embryonalphase von 3—4 Wochen (THIBAULT), im Herbst nur langsam. Die Größenzunahme setzt sich entweder den Winter über fort, wobei sogar Phasen stärkeren Wachstums auftreten können (FAHY), oder es tritt eine Diapause ein. Auf welche Weise die Entwicklung im Winter verläuft, hängt wohl von den jeweiligen Temperaturverhältnissen der Wohngewässer ab. In den Tabellen FAHYS deutet sich zum Beispiel an, daß eine kurze, vorübergehende Erwärmung des Gewässers im Dezember einen richtigen Wachstumsstoß zur Folge hatte. Bei einer Art mit obligatorischer Winterdiapause wäre dies sicher nicht der Fall. In den Frühlingsmonaten geht das Wachstum verstärkt und regelmäßig weiter. Die ersten schlüpfreifen Nymphen treten im April auf. Die Angaben zur Flugzeit variieren in den einzelnen Arbeiten stark und reichen von April bis September. Der Zeitraum, in dem die Flugstadien tatsächlich beobachtet werden, ist für die einzelnen Fundorte oft nur kurz: nach MADSEN et alii (1977) in Dänemark nur im Juni, an der Donau — nach eigenen Beobachtungen — von Mitte Mai bis Anfang Juni. Demgegenüber stehen Angaben wie die von KIMMINS (1972), wonach die Tiere in England im Juni, Juli und September fliegen.

Wie die anderen Arten der *horaria*-Linie, gehört auch *C. rivulorum* zu den Abend- und Dämmerungsfliegern. An der Donau flogen die Tiere Ende Mai nach Einbruch der Dunkelheit (zwischen 21[00] und 22[00] Uhr) massenhaft in die Lichtkegel der Autoscheinwerfer, die vom Ufer aus über den Fluß gerichtet waren. Zuvor war zwischen 19[00] und 20[30] Uhr das Schlüpfen zahlreicher weiblicher Subimagines aus den Nyhmphen beobachtet worden. Einige Tage später schlüpften im gleichen Zeitraum (hauptsächlich gegen 20[00] Uhr) eine Anzahl von Subimagines beiderlei Geschlechts aus Nymphen, die ich mit nach Hause genommen hatte. DEGRANGE (1957) fing in der Haute Savoie (Frankreich) männliche Tiere Mitte Juli schon um 18[00] Uhr.

In Dänemark wurde eine flußaufwärts gerichtete Bewegung der Imagines beobachtet, und zwar — im Gegensatz zu anderen Arten— bei beiden Geschlechtern (BENGTSSON et alii 1972 und MADSEN et alii 1977). ELLIOT (1971) beobachtete bei älteren Larven eine flußaufwärts gerichtete Bewegung am Rande des Fließgewässers.

2.3. *Die macrura-Gruppe*

2.3.1. *Caenis macrura* Stephens 1835

STEPHENS 1835: 60; — STEPHENS 1835: 62 (sub *Caenis interrupta*); — PICTET 1843: 278 (sub *Caenis grisea*); — EATON 1871: 93; — EATON 1884: 144 (sub *Caenis halterata*); — BENGTSSON 1917: 183; — KIMMINS 1954: 40; — MACAN 1955: 136; — KIMMINS 1971: 315, 317.

Bemerkungen zur Nomenklatur

Mehrere der schon im vorigen Jahrhundert beschriebenen *Caenis*-Arten wurden mit dieser Art synonymisiert. Von EATON (1871): *C. interrupta* Stephens und *C. grisea* Stephens, von EATON (1884): *Brachycercus chironomiformis* Curtis. EATON hatte 1884 der Art den Namen *Caenis halterata* gegeben, indem er sie zum Synonym von *Ephemera halterata* Fabricius erklärte. BENGTSSON (1917) machte dies wieder rückgängig, da er in der EATONschen *C. halterata* zwei Arten, nämlich *C. macrura* und seine neu beschriebene *C. moesta (C. luctuosa)* sah. Er lieferte auch die ersten brauchbaren Diagnosen der beiden Arten. Da der Typus von *C. macrura* fehlt, läßt sich ihre Identität nicht mehr eindeutig klären. Im Britischen Museum ist jedoch ein Exemplar von *C. interrupta* aus der Coll. STEPHENS vorhanden, und — in Übereinstimmung mit der EATONschen Synonymisierung — erklärte KIMMINS (1971) dieses Tier zum Lectotypus von *C. macrura.*

Material

Mehrere ♂♂ und 1 ♀ vom Bodensee. — Zahlreiche Larven und Nymphen aus Südwestdeutschland. — Mehrere ♂♂, ♀♀ und Subimagines aus der Ahr (leg. MÜLLER-LIEBENAU). — Mehrere Larven und Nymphen aus der Dordogne, Südwestfrankreich. — 3 Nymphen aus Mittelengland (Dauerpräparate aus der Coll. MACAN). — 3 Nymphen aus Südostbulgarien (leg. JACOB). — Zahlreiche Larven und Nymphen aus Slowenien, Montenegro und vom Ochridsee (coll. PUTHZ). — Zahlreiche Tiere aller Entwicklungsstadien von Bulgarien, Griechenland, den Ionischen Inseln, den Kycladen, den Sporaden, von Kreta, Zypern und Sizilien sowie vom italienischen Festland (leg. MALICKY); diese Tiere gehören zum Teil zwei neu beschriebenen Unterarten an. — Mehrere Tiere aller Entwicklungsstadien von Ghab, Homs und anderen Orten in Syrien und Jordanien (leg. KINZELBACH).

Männchen

Körperlänge [mm]: 3,9 (3,2—4,7). Flügellänge: 3,7 (3,5—4,2). Die Individuen verschiedener Populationen sind oft sehr unterschiedlich in der Größe, zum Beispiel 3,3—3,5 an der Ahr und 4,2—4,7 am Bodensee. In der Beschreibung von BENGTSSON wird eine Körperlänge von 3,0—3,5 angegeben.

CF: Meso- und Metanotum kastanienbraun bis schwarzbraun; Pronotum, Pleuren und Kopf heller; Abdomen gelb bis gelbbraun, bei Melanismus dunkel graubraun; Beine gelblich, Vorderfemora dunkler, oft mit braunen Randleisten, bei Melanismus alle Beine dunkel. Cerci weiß bis gelblich mit dunkler Ringelung, basal oft bräunlich.

EP: Frons und Vertex mit starken Einlagerungen, besonders dicht um die Ocellen; Vertexfelder am Hinterrand aufgehellt. Pronotum in der Regel nur mit Spuren von EP. Abdominaltergite meist auf der ganzen Oberfläche kräftig und ziemlich gleichmäßig pigmentiert. Costa, Subcosta und Radius 1 rötlichbraun.

Prothorax im vorderen Drittel jederseits mit einer zahnartigen Ausbuchtung des Seitenrandes; schwer sichtbar, wenn der Kopf an den Thorax herangezogen ist. — Fühlergeißel basal ohne auffällige Erweiterung, doch ist dieser Bereich oft braun gefärbt. — Verhältnis von Vorderfemur zu -tibia 0,47—0,51; Tarsalglied 2 fast so lang wie 3, 4 und 5 zusammen; 1 und 2 meist etwas länger als 3—5. — Fingerförmiger Fortsatz in der Regel fehlend. Bei Tieren aus dem östlichen Mittelmeerraum ist selten ein kurzer Fortsatz vorhanden.

Penis mit relativ kurzen, apikal verrundeten Loben; ihre Hinterränder konvex, mit einem flachen Einschnitt in der Mitte. Apikalfläche manchmal bräunlich. Seitenränder kontinuierlich in den Schaft übergehend. Penisfurche lang und schmal. Die basal gelegene ventrale Querfurche ist bräunlich sklerotisiert. Eine entsprechende Sklerotisierung an der dorsalen Fläche ist nicht oder nur schwach gefärbt (MALZACHER 1984: Taf. 3: 1—3). Gonopoden gerade und relativ breit, besonders an der Basis; Gelenkfläche stark, manchmal fast rechtwinklig gegen die Längsachse geneigt (Taf. 9: 1—3). Oberfläche sehr dicht mit langen Trichomen besetzt (Taf. 25: 2). Spitzen der Gonopoden nach innen gebogen und mit etwa 8—12 langen kräftigen Dornen besetzt (Taf. 25: 4). Styliger-Hinterrand meist nur schwach gebogen, seitlich mit deutlichen, oft fast rechtwinkligen Ecken. Lateralsklerite lang und schmal. Styligersklerit sichelförmig, mit kurzen Apophysen (Taf. 3: 1—3). Zentralsklerit rund, oval oder hinten mit einer breit abgerundeten Spitze (Taf. 3: 1, 4—6). Die Verbindung zum gefärbten Vorderrand des 9. Sternits meist deutlich verschmälert. Lateralfortsätze lang und schmal. Die Form der einzelnen Sklerite und des Penis ist sehr variabel. Alle Sklerite, die Gonopoden bis auf einen kleinen subapikalen Bereich, sowie die basalen und lateralen Teile des 9. Sternits kräftig hellbraun bis schwarzbraun gefärbt.

Weibchen

Körperlänge: 3,8—5,5. Flügellänge: 4,3—4,7.

Die Färbung entspricht weitgehend der des Männchens. Abdomen durch die Eier heller erscheinend, mit orangegelbem Farbton. — Prosternum von der Form eines gleichseitigen Dreiecks mit verrundeter Spitze. — Abdomen mit kurzen Lateralfortsätzen, fast immer ohne fingerförmigen Fortsatz.

Eier mit 2 Epithemata, langer Micropyle mit großem ovalen Vorhof. Chorion mit feinen Poren.

Larve

Körperlänge der Nymphe: Bis 7,5 mm.

CF: Kontrastarm. Mesonotum kräftig gelbbraun mit jederseits 3—4 mehr oder weniger deutlichen hellen Längslinien oder Flecken. Kopf, Pronotum und Deckkiemen etwas heller braun. Abdomen und Beine meist nur schwach getönt.

EP: Kopf mit einem breiten schwarzen Querfleck zwischen den Ocellen und den Fühlerbasen, Querfleck-Hinterrand einen stumpfen Winkel bildend. Dahinter, durch einen schmalen hellen Streifen getrennt, zwei flach-keilförmige Flecken, deren Spitzen sich in der Mitte fast berühren. Pronotum nur mit Spuren von EP. Mesonotum jederseits mit einem lateralen Fleck an der Basis der Flügelanlagen (Taf. 12: 3). Abdominaltergite 1 und 2, mit Ausnahme der Ränder, sehr stark pigmentiert. Die anderen sichtbaren Tergite jederseits mit einem etwa rechteckigen Fleck, der unterschiedlich stark reduziert sein kann. Deckkiemen sehr schwach und diffus pigmentiert. Alle Pigmente — auch die des Vorderdarms — deutlich braun gefärbt.

2. Segment der Labialpalpen entlang der Mittellinie ungefähr 2,5mal so lang wie das dritte (Abb. 1f). — Seitenränder des Pronotum wenig modifiziert, meist gerade, nach vorne etwas divergierend, mit gleichmäßig verrundeten Vorderecken (Taf. 13: 10). — Bezahnung der Tarsalklauen meist schwach entwickelt, oft kaum sichtbar (Taf. 13: 5). Transversale Borstenreihe schräg zur Längsachse des Vorderfemur verlaufend; in der Regel aus Borsten unterschiedlicher Form und Größe bestehend; diese meist unregelmäßig

angeordnet (Taf. 14: 1—2). Borsten in der Mitte der Reihe kürzer und breiter; pseudobifid und distal deutlich gefiedert. Zum Rande der Reihe hin werden die Borsten immer länger; gleichzeitig verringert sich die Befiederung und die Länge des apikalen Spalts (Taf. 14: 4—5). — Larvenpopulationen mit etwa gleich langen Borsten in Nordjugoslawien, Bulgarien und Syrien (Taf. 14: 3). Die Borsten sind immer an der Basis breiter als distal. — Unterseite der Deckkiemen mit einer Reihe von Microtrichien, die die hintere innere Ecke der Kieme erreicht (Taf. 18: 1). Microtrichien länglich mit geraden Seiten oder mehr oder weniger rund; mit halbkreisförmigen Basen (Taf. 18: 4). — Lateraldornen des Abdomen erreichen etwa ¼ der Segmentlänge. Hinterrand des 9. Segments median tief eingeschnitten. Einschnitt in der Regel breit und verrundet. Borsten am Hinterrand kurz, in der Mitte des Einschnittes fehlend (Taf. 24: 1).

Chitin-Oberfläche des Körpers fast überall glatt; nur durch winzige, nicht sehr dicht stehende und meist stumpfe Zähnchen wenig auffallend skulpturiert. — Große Teile der Oberfläche — insbesondere Pro- und Mesonotum — dicht mit sehr zarten, schirm- oder schildförmigen Borsten besetzt; auf den Flügelanlagen in Reihen angeordnet. Die Borsten können der Oberfläche flach anliegen, oder (auf einem kurzen Stielchen) etwas abstehen. Lichtoptisch zeigen sie zahlreiche Strahlen; der Rand ist meist kaum zu erkennen. Im REM sieht man, daß die Sektoren zwischen den Strahlen von zahlreichen Poren durchbrochen sind (Taf. 26: 3).

Verbreitung, Biologie und Ökologie

Caenis macrura ist über fast ganz Europa verbreitet und kommt östlich bis Mittelasien vor. Das Hauptverbreitungsgebiet scheint im Südosten zu liegen. Im östlichen Mittelmeerraum ist die Art durch mehrere Unterarten vertreten (siehe unten). Nach Norden und Westen wird sie seltener. Die westlichsten Gebiete, die Iberische Halbinsel und Irland, wurden offenbar nicht besiedelt. Auch im seenreichen Finnland ist *C. macrura* noch nicht gefunden worden.

Die Larven bewohnen Fließgewässer (Rhithral und Potamal) und größere stehende Gewässer. Aus Ungarn wird die Besiedlung von Reisfeldern und den dazugehörenden Bewässerungsanlagen gemeldet (Berczik 1973). In den mitteleuropäischen Fließgewässern ist die Art meistens mit *C. luctuosa*, seltener mit *C. beskidensis* oder *C. rivulorum* vergesellschaftet. In Seen kommt sie bevorzugt zusammen mit *C. luctuosa* und *C. horaria* vor. Im Bodensee sind es vor allem die Brandungsufer, die zusammen mit *C. horaria*, oder — bei starker Turbulenz — auch von ihr alleine bewohnt werden. An die Wasserqualität stellen die Larven kaum Ansprüche. Dies beweisen Vorkommen in anthropogen stark belasteten Gewässerabschnitten sowohl im Bodensee als auch im Neckar, im Ober- und Mittelrhein.

Angaben zum Entwicklungszyklus findet man bei Landa (1968), Thibault (1971) und Mackey (1978). Alle beschreiben das Vorkommen von zwei Sommergenerationen. Nach Mackey fliegen die Imagines an der Themse von A6 bis E7, mit 2 Maxima E6 und M7; nach Landa in Böhmen von E4 bis E6 und von M7 bis E9[2]). Während in Böhmen die Larven schon im Herbst heranwachsen, konnte ich im Bodensee den ganzen Winter über, in zahlreichen Proben von verschiedenen Stellen, nur sehr kleine bis kleine Larven finden. In Böhmen beginnt nach Landa das Schlüpfen bereits im Frühjahr und erstreckt sich, mit einer kurzen Unterbrechung, bis in den Herbst, während am Bodensee nur eine relativ kurze Flugperiode im Juni und Juli zu beobachten ist, was mit den Verhältnissen in England übereinstimmt. Da im Sommer

---

[2]) *A* = Anfang, *M* = Mitte, *E* = Ende; die Ziffer bezieht sich auf den Monat: *E7* = Ende Juli.

keine Junglarven gefunden wurden, ist hier sogar ein univoltiner Entwicklungszyklus wahrscheinlich.

Zur Tagesrhythmik schreibt MACKEY lediglich, daß es sich um Nachtflieger handelt, da er sie in Lichtfalten fing. Ich selbst beobachtete den Flug der Imagines nur in den frühen Morgenstunden. Die Männchen von der Ahr (coll. MÜLLER-LIEBENAU) wurden um 9^{30} Uhr gefangen.

Beschreibung von zwei neuen Unterarten

Beide Unterarten kommen im östlichen Mittelmeerraum vor. Die wenigen Unterscheidungsmerkmale, die sich fast ausschließlich auf die männlichen Genitalien beschränken, sind zwar bei der Mehrzahl der Individuen einer Population ausgeprägt, ihre Variationsbreiten überschneiden sich aber deutlich mit derjenigen der Stammform. Eine morphologische Trennung ist daher nicht eindeutig möglich. Es kann aber auch nicht ausgeschlossen werden, daß es sich — zumindest bei der auf Kreta vermutlich endemisch entstandenen Form — um eine echte Art handelt.

Caenis macrura helenica ssp. n.

MALZACHER 1984: 25 (sub *Caenis macrura,* Euböa-Typ).

Material

Eine große Zahl von ♂♂, männlichen Subimagines, Weibchen und einige Larven von den griechischen Inseln Euböa, Lesbos, Ikaria, Samos und Andros. — Zahlreiche Larven von weiteren ägäischen Inseln und vom griechischen Festland dürften ebenfalls zu dieser Unterart gehören, sind aber ohne dazugehörende Männchen nicht eindeutig zu bestimmen (alle leg. MALICKY).

Männliche Genitalien

Penis mit langen, seitlich weit ausladenden, apikal spitzen Loben. Hinterränder einen flachen Einschnitt bildend. Ventrale Querfalte nicht sklerotisiert und kaum sichtbar. An der Dorsalfläche median ein kleiner, oft nur punktförmiger, aber sehr intensiv gefärbter Sklerit. Styligersklerit mit relativ langen Apophysen. Zentralsklerit hinten meist mit verrundeter Ecke (Taf. 3: 4).

Larve

Die schildförmigen Microtrichien der Larven sind sehr fein filigran durchbrochen, meist kreisrund und gut sichtbar (MALZACHER 1984: Taf. 26: 2).

Alle weiteren morphologischen Details entsprechen der Stammform.

Caenis macrura minoica ssp. n.

MALZACHER 1984: 25 (sub *Caenis macrura,* Kreta-Typ).

Material

Etwa 80 ♂♂ und männliche Subimagines, mehrere ♀♀ und zahlreiche Larven von verschiedenen Fundorten auf der Insel Kreta. — 1 ♂, 14 männliche Subimagines und 11 Larven von der Insel Zakynthos (alle leg. MALICKY).

Männchen

Die Tiere sind relativ klein, mit einer Körperlänge von 2,6—3,5 und einer Flügellänge von 2,9—3,2 mm.

Penis etwa amboßförmig, mit sehr kurzen, kaum seitlich ausladenden Loben, mit meist geradem Hinterrand, in dessen Mitte sich manchmal eine kleine Kerbe befindet. Manchmal sind die Penisloben fast völlig zurückgebildet; der Penis hat dann eine fast rechteckige Form. Ventrale Querfalte deutlich sichtbar und braun sklerotisiert. Sklerit an der Dorsalfläche weniger auffällig, meist nur schwach gefärbt. Gonopoden meist etwas kürzer als bei der Stammform und bei ssp. *helenica;* zur Spitze kontinuierlich verjüngt. Der Zentralsklerit kann sehr groß sein, ist aber häufig auch normal oder sogar kleiner als bei den anderen Formen (MALZACHER 1984: Taf. 3: 5).

Die Färbung ist meist sehr intensiv. Auch im Pronotum und den Abdominalsterniten ist EP eingelagert.

Larve

Die Microtrichien sind meist sehr grob und unregelmäßig durchbrochen, mit zerklüftetem Rand (Taf. 26: 4).

2.3.2. *Caenis martae* Belfiore 1984

Belfiore 1984: 216.

Material

4 ♂♂, 1 Larve aus Latium (coll. Belfiore). — 21 ♂♂ (einschließlich Subimagines), zahlreiche Larven von verschiedenen Fundorten auf Sardinien (leg. Malicky).

Männchen

Körperlänge: 3,0—4,6 mm. Flügellänge: 3,5—4,0 mm. Die Tiere von Sardinien sind etwas größer als die vom Festland.

Die Färbung entspricht der von *C. macrura*, mit starken EP-Einlagerungen auch im Pronotum und in den Abdominalsterniten. Das 2. Abdominaltergit trägt median einen fingerförmigen Fortsatz, der meist die Länge des Segmentes erreicht und dunkel pigmentiert sein kann. Lateralfortsätze der Segmente 6, 7 und 8 relativ lang.

Penis mit langen, seitlich weit ausladenden Loben. Bei den Exemplaren vom Festland sind sie distal meist etwas abgesetzt (Malzacher 1984: Taf. 5: 1—2), während sie bei den sardischen Individuen denen von *C. macrura helenica* ssp. n. ähneln. Auffällig sind bei diesen auch die breiten Lateralsklerite. Gonopoden relativ kurz, ihr vorderes Drittel oft etwas abgewinkelt.

Weibchen

Der einzige Unterschied zu den Weibchen von *C. macrura* besteht in dem fingerförmigen Fortsatz auf dem 2. Abdominaltergit.

Larve

Körperlänge: Bis 6,5 mm.

Die Larven sind nicht eindeutig von denen der *macrura*-Formen zu unterscheiden. Einige, besonders aus Latium, haben auffällig große Lateralfortsätze am Abdomen. Am 2. Tergit ist der mediane Vorsprung länger und apical schmäler als bei *C. macrura* (Belfiore 1984, Fig. 3—4). Ränder des Pronotum gerade und parallel (Taf. 13: 11) oder nach vorne schwach divergierend (Sardinien). Wie die *macrura*-Formen tragen die Larven an der Oberfläche schildförmige Microtrichien.

Verbreitung, Biologie und Ökologie

Die Art wurde bisher nur in der Provinz Latium und auf Sardinien gefunden. Auf der Insel ist sie häufig und weit verbreitet.

In Latium bewohnen die Larven Meso- und Metarhithral, wo sie Stellen mit geringer Strömung und Detritusablagerungen bevorzugen (Belfiore 1984). Auf Sardinien kommen sie außerdem sowohl im Epirhithral als auch im Epipotamal vor.

Die Flugzeit ist nach Belfiore der Mai auf Sardinien und der November auf dem Festland. Vom selben Fundort, bei Domus de Maria (Südsardinien), liegen mir Imagofunde sowohl von E5 als auch von E10 vor, so daß 2 Generationen pro Jahr für *C. martae* als erwiesen gelten können.

Anmerkung

Zum Zeitpunkt der Erstbeschreibung von *C. martae* stand das jetzt vorliegende umfangreiche Material aus dem gesamten Mittelmeerraum noch nicht zur Verfügung oder war noch nicht ausgewertet. Die große Variabilität aller diagnostischen Merkmale lassen auch den taxonomischen Status von *C. martae* wieder unsicher erscheinen. So sind in meinem Material von Sardinien einige Exemplare enthalten, die gar keinen oder nur einen relativ kurzen fingerförmigen Fortsatz aufweisen. Andererseits zeigen wenige Tiere der ssp. *helenica* auch einen solchen kurzen Fortsatz. Wie bei *C. macrura minoica* ssp. n. könnte es sich auch bei *C. martae* entweder um eine gute Art oder um eine Subspecies von *C. macrura* handeln.

2.3.3. *Caenis luctuosa* (Burmeister 1839)

Burmeister 1839: 797 (sub *Oxycypha luctuosa*); — Bengtsson 1917: 182 (sub *Caenis moesta*); — Grandi 1951: 120 (sub *Caenis felsinae*); — Kimmins 1954: 39 (sub *Caenis moesta*); — Macan 1955: 133 (sub *Caenis moesta*); — Saaristo 1966: 80 (sub *Caenis moesta*); — Jacob 1974: 93.

Bemerkungen zur Nomenklatur

Anhand einiger Männchen aus der Sammlung Burmeister erklärte Jacob (1974) *Caenis moesta* Bengtsson zum Synonym von *Oxycypha luctuosa* Burmeister. Nomenklatorische Situation und Synonymie-Verhältnisse sind dort ausführlich beschrieben.

Material

Zahlreiche Tiere aller Entwicklungsstadien aus Süddeutschland, hauptsächlich vom Bodensee. — Zahlreiche ♂♂ und 5 ♀♀ aus der Fulda (coll. Puthz). — Zahlreiche ♂♂ vom Plöner See, Schleswig-Holstein. — Mehrere Larven und Nymphen aus der Dordogne; 2 ♂♂, mehrere Larven und Nymphen aus der Bretagne, Frankreich. — 3 Dauerpräparate von Nymphen aus Mittelengland (coll. Macan). — 3 ♂♂, 2 ♀♀ und mehrere Larven aus Istrien, Jugoslawien. — Einige ♂♂ aus Nord-Portugal und Nord-Spanien (coll. Puthz). — 3 männliche Subimagines und zahlreiche Larven von Ibiza und Mallorca. — Zahlreiche Tiere aller Entwicklungsstadien von Sizilien und Tunesien (leg. Malicky).

Männchen

Körperlänge [mm]: 3,7 (3,4—4,0). Flügellänge: 3,9 (3,6—4,3). In dieser Größenordnung liegen die meisten der oben genannten Tiere. Die ♂♂ aus der Bretagne sind dagegen deutlich kleiner: Körperlänge: 3,2—3,4. Flügellänge: 3,1—3,5.

CF: Wie bei *Caenis macrura*. Melanismus ist sehr verbreitet, besonders in Südeuropa, aber auch in der Bretagne. Ein Schwarm vom Bodensee enthielt alle farblichen Abstufungen.

EP: Entspricht auch zum großen Teil derjenigen von *C. macrura*. In der Mitte der Abdominaltergite ist jedoch meist ein heller Streifen erkennbar, der so stark verbreitet sein kann, daß nur noch Randflecken übrig bleiben. Bei den portugiesischen Exemplaren sind die Tergite (3), 4, 5 und 6 fast unpigmentiert.

Basis der Fühlergeißel verdickt, distalwärts kontinuierlich verjüngt (Malzacher 1984: Taf. 10: 7). Der Grad der Verdickung kann unterschiedlich sein, ebenso die Länge des verdickten Abschnitts. Basis der Geißel braun bis schwärzlich gefärbt, der Rest hell. Seitenrand des Pronotum nur mit einer schwachen, nach hinten gerichteten Ausbuchtung. Verhältnis von Vorderfemur zu -tibia 0,42—0,50; variabler als bei *C. macrura*. Tarsalglieder 1 und 2 zusammen nur so lang wie 3 und 4; das Merkmal wurde schon von Bengtsson (1917) und Grandi (1960) erwähnt. Fingerförmiger Fortsatz auf Tergit 2 fehlt; auch von Einzelexemplaren nicht bekannt.

Penis mit langen, zipfelartigen Loben, deren Enden meist etwas abgesetzt sind. Hinter- und Seitenränder daher zweifach geschwungen. Schaft kurz und mit den Loben meist einen deutlichen Winkel bildend. Laterale Querfalte stark pigmentiert (Taf. 26: 1—4). Eine ähnliche, stark pigmentierte Sklerotisierung befindet sich an der Dorsalseite (Taf. 4: 5). Gonopoden schlanker und länger als bei *C. macrura.* Gelenkfläche nur um 30—40° gegen die Längsachse geneigt (Taf. 9: 4—6). Trichombesatz und apikale Bedornung wie bei *C. macrura.* Styliger-Hinterrand meist deutlich konvex. Styligersklerit im Durchschnitt schmäler und deutlicher sichelförmig als bei *C. macrura.* Lateralsklerite sehr schmal, spangenförmig. Zentralsklerit dreieckig, nach hinten zugespitzt. An der Verbindung zum gefärbten Vorderrand des Segmentes nicht oder kaum verschmälert (Taf. 4: 6). Auch bei dieser Art ist die Form der Sklerite variabel (in Sizilien treten zum Beispiel Tiere mit rundem Zentralsklerit auf). Ihre Färbung und die der Gonopoden ist hellbraun bis schwarzbraun; bei Melanismus sind besonders die Lateralsklerite und die basalen Teile der Gonopoden tiefschwarz.

Weibchen

Körperlänge [mm]: 4,8 (3,5—6,2). Flügellänge: 4,6 (3,7—5,1). Die Färbung entspricht weitgehend der des Männchens.

Chorion der Eier ohne lichtoptisch sichtbare Strukturen.

Weitere Details wie bei *C. macrura.*

Larve

Körperlänge: Bis 8 mm.

CF: Keine Unterschiede zu *C. macrura.*

EP: Kopf zwischen den Ocellen mit breitem Querfleck, dessen Hinterrand verrundet ist. Zwischen Fühlerbasis und Frontalocellus erstreckt sich die Pigmentierung nach vorne und bildet auf der Frons meist einen Querfleck. Die hinteren, schmalen Vertex-Flecken sind etwas geschwungen, zur Mitte stumpf. Mesonotum jederseits mit 2 diagonal angeordneten Flecken (Taf. 12: 2).

2. Segment der Labialpalpen entlang der Mittellinie 2 bis 2,5mal so lang wie das dritte. Wangenrand leicht vorgewölbt (Abb. 2b). Pronotum vorne stärker verbreitert als bei *C. macrura.* Seitenränder leicht geschwungen, mit deutlich verrundeten Vorderecken (Taf. 13: 12). Bezahnung der Tarsalklauen schwach, meist kaum sichtbar. Transversale Borstenreihe verläuft annähernd senkrecht zur Längsachse des Vorderfemur, bildet oft eine gerade Reihe, oder ist nicht selten auch unregelmäßig (Taf. 15: 1—2). Borsten einer Reihe in Form und Länge ähnlich, von der Basis zur Spitze verbreitert, distale Hälfte gespalten erscheinend (pseudobifid) und lang gefiedert (Taf. 16). Microtrichien-Reihe auf der Unterseite der Deckkieme wie bei *C. macrura;* ebenso die Konturen des Abdomens. Der Einschnitt am Hinterrand des 9. Sternits ist aber oft schmäler, manchmal sogar spitzwinklig (Taf. 24: 3). Chitin-Oberfläche des Körpers ähnlich strukturarm wie bei *C. macrura.* Microtrichien klein und pinselförmig (Taf. 26: 1).

Verbreitung, Biologie und Ökologie

Mit Ausnahme höherer Gebirgslagen und Gebieten in Südosteuropa ist die Art über ganz Europa verbreitet. Im Osten wird sie allerdings seltener.

Die Larven bewohnen, wie diejenigen von *C. macrura*, sowohl Fließgewässer (Metarhithral und Potamal) als auch stehende Gewässer (größere und kleinere, meso- bis schwach

eutrophe Voralpenseen, Kiesgruben). Im Bodensee konnte eine bevorzugte Besiedlung des ruhigeren Südwestufers festgestellt werden, wo die Art mit *C. horaria*, und — an stärker eutrophierten Stellen — auch mit *C. lactea* vergesellschaftet ist. Wie bei *C. horaria* und *C. macrura* werden hohe Besiedlungsdichten nur auf Geröllböden mit verfestigter Feindetritus-Auflage erreicht. In den Wintermonaten, wenn die Larvenpopulationen noch kaum dezimiert sind, findet man auf solchen Böden bis zu 10000 Individuen pro m^2. Eine Abhängigkeit von der Gewässergüte ist bei *C. luctuosa* kaum gegeben. Auch sie kommt in stark belasteten Flüssen, wie dem mittleren Neckar, vor.

Angaben zum Entwicklungszyklus machen LANDA (1968), BRITTAIN (1974) und MOL (1983). Beim univoltinen Zyklus, wie ihn BRITTAIN in Süd-Norwegen beobachtete, fällt die Hauptflugzeit in den Juni und Juli. LANDA und MOL beschreiben zwei kurz aufeinander folgende Sommergenerationen, wobei sich in Holland die Flugzeit bis in den August erstreckt. In England schwärmen die Tiere sogar von Juni bis September (ELLIOTT & HUMPESCH 1983). Im Bodensee verläuft die Larvalentwicklung im wesentlichen wie bei den beiden anderen dominanten Arten *C. horaria* (2.1.1.) und *C. macrura* (2.3.1.). Letztere scheint aber *C. luctuosa* zeitlich ein wenig voraus zu sein, da ihre Larven in Proben, die beide Arten enthalten, im Durchschnitt immer etwas größer sind.

Mehrere Autoren haben festgestellt, daß *C. luctuosa* (wie auch *C. macrura*) in den frühen Morgenstunden fliegt (KIMMINS 1943, 1972, MÜLLER-LIEBENAU 1960, MALZACHER 1973, MOL 1983). Meine Zuchtversuche an Nymphen aus verschiedenen Gegenden Europas (Bretagne, Süddeutschland, Nord-Jugoslawien) ergaben, daß die Subimagines immer frühmorgens vor Sonnenaufgang schlüpfen und nach wenigen Minuten bis höchstens ½ Stunde die letzte Häutung zur Imago vollziehen. Auch bei Larven, die mehrere Tage unter Zuchtbedingungen (veränderte Temperatur-, Licht- und Substratverhältnisse) zubrachten, änderte sich am zeitlichen Ablauf nichts. Es ist daher anzunehmen, daß der Zeitpunkt des Schlüpfens endogen bestimmt wird. Der Schwärmflug wird dagegen sehr wahrscheinlich durch die Zunahme der Helligkeit ausgelöst (PLESKOT & POMEISL 1952). Die Schwärme der Männchen bilden sich aus der Menge der einzelnen über dem ufernahen Wasser fliegenden Tiere durch Verdichtung an Landmarken entlang der Uferlinie (MALZACHER 1973). Sie sind vertikal ausgerichtet und bilden oft lange Schläuche bis in eine Höhe von 5 m und mehr.

2.4. *Die pseudorivulorum-Gruppe*

2.4.1. *Caenis pseudorivulorum* Keffermüller 1960

KEFFERMÜLLER 1960: 42.

Material

Mehrere ♂♂, ♀♀ und einige Larven aus der Warta, Polen (coll. KEFFERMÜLLER). — Mehrere ♂♂ aus Ungarn (coll. JACOB). — Zahlreiche ♂♂, ♀♀ und Subimagines von Bonn am Rhein und Lohr am Main (coll. SCHOENEMUND, Museum Koenig, Bonn). — Mehrere ♂♂ und 5 Larven aus Holland (leg. MOL); bei diesen ist die Zugehörigkeit zur Art unsicher (siehe unten).

Männchen

Körperlänge [mm]: 3,1 (Extreme: 2,8—3,4). Flügellänge: 2,9 (2,7—3,0).

CF: Meso- und Metanotum tabakbraun bis dunkelbraun. Pleuren, Prosternaldreieck, Vordercoxae und Kniegelenke, manchmal auch die Randleisten der Vorderfemora etwas heller braun. Alle übrigen Teile nur hell gelblich-braun bis gelblich-weiß.

EP: Kopf (Vertex und Dorsofrons) intensiv dunkelbraun. Pronotum nur schwach pigmentiert, die caudolateralen Flecken manchmal etwas stärker. Abdominaltergite 1, 2, 7, 8 und 9 oft nur mit Randflecken; in der Mitte mehr oder weniger große helle Flächen, die zusammen eine länglich rhombische Form haben können. Bei schwach gefärbten Exemplaren sind nur die Tergite 3, 4, 5 und 6 ganzflächig und scharf begrenzt pigmentiert. Vordertibia manchmal leicht grau. Subcosta, Costa und Radius 1 bräunlich.

Fühlergeißel basal nicht erweitert. Prothorax im vorderen Drittel ohne auffällige Ausbuchtung der Seitenränder. Verhältnis von Vorderfemur zu -tibia 0,50—0,59. Tarsalglieder 1 und 2 so lang oder etwas länger als 3, 4 und 5.

Penisloben breit verrundet; seitlich nur wenig über den Schaft überstehend. Hintergrund in der Mitte meist ein wenig eingesenkt (Taf. 6: 4—6). Gonopoden zierlich, schmal und lang; zur Spitze meist kontinuierlich verjüngt. Diese mit wenigen, winzigen Börstchen besetzt, welche bis auf ein kleines Höckerchen reduziert sein können (MALZACHER 1984: Taf. 9: 10—13). Die Basis der Gonopoden wird von Styliger und Styligersklerit nach hinten weit überragt. Styligersklerit rechteckig, trapez- oder halbkreisförmig, mit deutlich abgesetzten, länglichen Apophysen. Lateralsklerite bandförmig, zum runden Zentralsklerit hin etwas abgewinkelt. Lateralfortsätze des 9. Segments kurz und dreieckig, oft reduziert oder zur Mitte eingezogen (Taf. 6: 4—6). Die braune Färbung der Sklerite und der basalen Teile der Gonopoden ist meist schwach; in der Mitte des Styligersklerits kann sie unterbrochen sein.

Weibchen

Körperlänge: 3,5—4,0 mm. Flügellänge: 3,5—3,8 mm.

Färbung wie bei den Männchen. Prosternum gleichseitig dreieckig mit meist geraden Seiten. Lateralfortsätze des Abdomen kurz, aber oft etwas länger als in Taf. 11: 2.

Eier mit einem Epithema, kurzer Micropyle und regelmäßiger, dichter Porenstruktur.

Larve

Körperlänge: Bis 5,5 mm.

CF: Mesonotum braun, mit hellem Streifen entlang den Flügelanlagen; davor jederseits mit bis zu vier runden hellen Flecken. Kopf, Pronotum und Abdominaltergite gelblichbraun. Abdomen meist mit heller Mittellinie. Beine und Cerci gelblich.

EP: Querflecken auf Dorsofrons und Vertex zusammengeflossen; die letzteren erreichen manchmal neben den Augen den Hinterrand des Kopfes. Pro- und Mesonotum nur mit Spuren von EP. Abdominaltergite jederseits mit einem rechteckigen oder halbkreisförmigen Fleck. Die Flecken können in der Mitte zusammenfließen.

2. Segment der Labialpalpen entlang der Mittellinie 1,5—1,7mal so lang wie das dritte (Abb. 1d). Der Wangenrand ist vor dem Auge nur schwach stumpfwinklig vorgewölbt oder flach verrundet (Abb. 2c). Seitenränder des Pronotum gerade und parallel. Bezahnung der Tarsalklauen schwach entwickelt; sehr kleine Zähnchen sind jedoch meist sichtbar. Transversale Borstenreihe verläuft sehr schräg über den Vorderfemur. Borsten meist sehr unregelmäßig angeordnet und von unterschiedlicher Länge. Sie erscheinen etwa bis zur Mitte gespalten. Ihre vordere Hälfte ist fein gefiedert (wie Taf. 17: 5). Microtrichien-Reihe an der Unterseite der Deckkiemen endet etwa in der Mitte des Hinterrandes (Taf. 18: 2). Die kleinen runden Microtrichien stehen meist weniger dicht beisammen als bei den anderen Arten (Taf. 18: 7). Lateraldornen des Abdomen klein. An den hinteren Segmenten sind die Spitzen etwas nach außen gebogen. 9. Sternit in der Länge gestreckt;

am Hinterrand mit einer flachen Einbuchtung (Taf. 23: 1). Seiten des Abdomen mit dünnen Borsten unterschiedlicher Länge besetzt. Posterio-medianer Fortsatz auf dem 2. Tergit kurz.

Die Oberflächenstruktur besteht aus feinen Körnchen, die sich an bestimmten Stellen, insbesondere auf den Deckkiemen, den Abdominaltergiten und -sterniten und an den Femora zu kleinen, meist stumpfen Zähnchen wandeln. Neben spärlichen, langen und dünnen Borsten findet man auf der Körperoberfläche kleine pinselförmige Microtrichien (Taf. 26: 5).

Verbreitung, Biologie und Ökologie

Folgende gesicherte Vorkommen von *C. pseudorivulorum* sind bisher bekannt: In den polnischen Flüssen Warta, Prosna (KEFFERMÜLLER 1960), Raba (SOWA 1975), Parseta, Narew, Bug (JACOB 1972). — Ferner aus Ungarn und Bulgarien von Sio, Theiß und Osam (JACOB 1972). — In Deutschland wurde die Art in den 20er Jahren im Main bei Lohr und im Rhein bei Bonn gefunden (coll. SCHOENEMUND); davon könnte sich die Population im Main erhalten haben. — Auch aus Sachsen liegen einige alte Funde in den Sammlungen BURMEISTER und REICHERT vor (nach JACOB 1972).

Die Larven sind potamobiont, ein Vorkommen in größeren Bächen kann jedoch nicht ausgeschlossen werden. Sie leben unter Steinen, an Holz und Ästen, weniger häufig auf Wasserpflanzen (KEFFERMÜLLER 1960).

Die Art ist nach LANDA (1968) univoltin, bringt aber unter bestimmten Verhältnissen auch 2 Sommergenerationen hervor. Je eine Generation im Hochsommer und zu Beginn des Herbstes beschreibt auch SOWA (1975) vom Gebiet nördlich der Karpaten. Die Flugzeit reicht hier von Mitte Juni bis Ende Oktober. In den Wintermonaten konnte SOWA keine Junglarven finden.

Die Imagines fliegen bei Sonnenuntergang (KEFFERMÜLLER). SCHOENEMUND fing die Tiere am Main in der Dämmerung und nachts.

Caenis pseudorivulorum belfiorei ssp. n.

BELFIORE 1983: 85; — MALZACHER 1984: 29 (Taf. 7: 3—5).

Material

6 ♂♂ und 2 Larven vom Fiume Solinello/Teramo, Mittelitalien (leg. BELFIORE). — Mehrere ♂♂ und 3 Larven vom Kalamas-Fluß/Igumenitsa, Griechenland (leg. MALICKY).

Männchen

Körperlänge: 2,5—3,1. Flügellänge: 2,2—2,5 mm. Die Tiere sind damit im Durchschnitt etwas kleiner als die Stammform; besonders die Flügel sind — auch im Verhältnis zur Körperlänge — deutlich kürzer.

Der Penis zeigt apikal jederseits eine bräunlich sklerotisierte Platte, die manchmal grubenartig eingesenkt ist (MALZACHER 1984: Taf. 7: 3—5). Die Apikalfläche ist meist deutlich ventrad geneigt, so daß die beiden Sklerotisierungen gut sichtbar sind. Gonopoden meist lang und schlank, oft schwach S-förmig geschwungen, mit relativ langen apikalen Dörnchen.

Weitere Details, auch die larvalen, entsprechen der Stammform.

Anmerkung

In Italien kommt noch eine weitere Form aus der *pseudorivulorum*-Gruppe vor, die bisher nur als Larve bekannt ist. Sie zeichnet sich durch lange, kräftige und weit ausladende Lateraldornen am Abdomen aus. Da diese Larven auch am Fundort der Imagines von *C. pseudorivulorum belfiorei* ssp. n. vorkommen, lag zunächst die Vermutung nahe, Larven- und Imagoform könnten zusammengehören, was genügend Unterscheidungsmerkmale zur Aufstellung einer neuen Art ergeben hätte. Die Untersuchung der Genitalanlagen verschiedener Nymphen hat nun aber ergeben, daß zu *C. pseudorivulorum belfiorei* eine Larve gehört, die von der *pseudori-*

vulorum-Larve praktisch nicht zu unterscheiden ist. Bei der Larve mit den kräftigen Lateraldornen handelt es sich wahrscheinlich um eine Form von *C. beskidensis*, was aber durch Imago-Funde noch belegt werden muß.

2.4.2. *Caenis beskidensis* Sowa 1973

Sowa 1973: 351.

Material

Zahlreiche ♂♂ und ♀♀ von Wieslauf und Lein, Schwäbischer Wald. — 5 ♂♂ vom Bodensee (Bregenz). — Zahlreiche Larven und Nymphen von verschiedenen Bächen Südwestdeutschlands. — Mehrere ♂♂ und männliche Subimagines aus der Fulda (coll. Puthz und leg. Marten). — Mehrere ♀♀ vom Harz (coll. Puthz). — 2 ♂♂ und mehrere Larven aus der Treene, Schleswig-Holstein (leg. Fischer). — Zahlreiche ♀♀ aus Niederösterreich (leg. Ressl). — Mehrere ♂♂, ♀♀, Larven und Nymphen von den Beskiden, Süd-Polen (coll. Sowa). — Eine männliche Subimago und 3 ♀♀ aus dem Lissuraga, französische Pyrenäen (leg. Thibault). — Mehrere ♂♂ und Larven aus Nord- und Süd-Spanien (leg. Alba-Tercedor).

Männchen

Körperlänge: 3,2 (2,8—3,6). Flügellänge: 3,2 (2,9—3,5).

CF: Wie bei *C. pseudorivulorum*, doch insgesamt kräftiger und dunkler. Mesonotum oft schwarzbraun. Verdickte Leisten an den Pleuren, Coxen und Vorderfemora dunkelbraun bis braunschwarz. Ansonsten sind diese Teile, wie auch Pronotum, Prosternaldreieck und Fühlerbasis kräftig gelbbraun gefärbt; meist auch die Basis der Flügel.

EP: Ebenfalls intensiver als bei *C. pseudorivulorum* und mehr schwarzbraun. Außer an Vertex und Dorsofrons auch an der Kopfunterseite im Bereich von Labrum, Mentum und am Hinterrand. Pronotum nach dem Grundmuster pigmentiert, oft fast so intensiv wie der Kopf. Auch im Prosternum, an den Coxen und im Mesosternum kann EP eingelagert sein; ebenso an den Episternen zwischen Flügelbasis und Pronotum. Alle Abdominaltergite kräftig pigmentiert, mit Aufhellungen entlang der Mittellinie, besonders an den Tergiten 2, 7 und 8. An den Rändern manchmal kreisförmige helle Flecken.

Fühlergeißel, Prothorax-Seiten und Verhältnis der Tarsalglieder der Vorderbeine wie bei *C. pseudorivulorum*. Verhältnis von Femur zu Tibia: 0,47—0,54.

Penisschaft und Loben meist etwas breiter als bei der vorigen Art, letztere lateral oft stumpfeckig. Apikalfläche häufig hellbraun bis graubraun getönt. Gonopoden breiter und robuster, oft auch zur Spitze kaum verschmälert; mit kräftigen Börstchen (Malzacher 1984: Taf. 9: 7—9). Styligersklerit meist viel breiter als lang. Er überragt die Basis der Gonopoden nach hinten weniger weit. Färbung der Sklerite und der Gonopoden kräftiger, manchmal dunkel graubraun. Zusätzliche Einlagerung von EP im basalen Teil des 9. Sternits und um den Zentralsklerit intensivieren die Färbung der Genitalregion (Taf. 6: 1—3).

Weibchen

Körperlänge: 3,5—5,2. Flügellänge: 3,3—4,4 mm.

Färbung der des Männchens sehr ähnlich; helle Flächen am Abdomen größer. Prosternum gleichseitig dreieckig. Vorderecke oft abgestutzt oder offen. Lateralfortsätze des Abdomens kurz (Taf. 11: 2).

Eier mit einem Epithema und einer kurzen Micropyle mit flachem Vorhof. Chorion-Struktur grob; aus einzelnen vertieften Feldern bestehend, in denen mehrere Poren liegen.

Larve

Körperlänge: Bis 5,8 mm.

CF: Kopf bräunlich. Notum gelbbraun bis dunkelbraun. Randflächen des Pronotum hell durchscheinend. Mesonotum jederseits mit einem hellen Fleck an der Basis der Flügelscheiden; ein heller Streifen am Innenrand der Flügelanlagen, manchmal ein zweiter parallel dazu. Abdominaltergite hell-bräunlich; die hinteren jederseits mit einem rotbraunen Fleck. Beine und Cerci gelblich.

EP: Kopfzeichnung etwas kräftiger als bei *C. pseudorivulorum.* Sie erstreckt sich neben den Augen bis zum Hinterrand des Kopfes, in der Mitte bleibt ein großer halbovaler Fleck frei. Zwischen Fühlerbasen und Frontalocellus ziehen 2 Pigmentstreifen nach vorne; meist 2 Querflecken vor dem Ocellus. Pronotum meist mit deutlicher Grundmuster-Zeichnung. Mesonotum mit Schulterflecken. Abdominaltergite neben dem hellen Mittelstreifen jederseits mit großflächigen Pigmentierungen, welche das rotbraune CF-Muster unterlagern. An den Pleuren je ein Fleck über Mittel- und Hintercoxen.

2. Segment des Labialpalpus entlang der Mittellinie 2mal so lang wie das dritte (Abb. 1e). Der Wangenrand ist vor dem Auge stark vorgewölbt und bildet einen mehr oder weniger abgerundeten rechten Winkel (Abb. 2d). Seitenränder des Pronotum gerade und parallel oder leicht gebogen (Taf. 13: 15). Zähnchen an den Tarsalklauen schwach entwickelt, oft kaum sichtbar. Borsten der transversalen Reihe und Microtrichien an der Unterseite der Deckkieme wie bei *C. pseudorivulorum.* Lateraldornen des Abdomens größer. Außenränder stark geschwungen; die Spitzen nicht nach außen gebogen. 9. Sternit deutlich breiter als lang; der Hinterrand flach eingebuchtet (Taf. 23: 2). Borsten an den Rändern des Abdomens dünn und von unterschiedlicher Länge (Taf. 23: 3). Posterio-medianer Fortsatz auf dem 2. Tergit von der Seite gesehen lang und etwas gebogen.

Oberflächenstrukturen wie bei *C. pseudorivulorum.*

Verbreitung, Biologie und Ökologie

Zur Verbreitung von *C. beskidensis* wurden bisher nur wenige Angaben gemacht (Sowa 1973 und 1975, Soldan 1980, Malzacher 1981).

Zusammen mit neuen Fundorten, die in der Zusammenstellung des untersuchten Materials enthalten sind, ergibt sich folgendes Bild. Die Art ist von Polen und der CSSR über die deutschen Mittelgebirge und Flachländer und über Frankreich bis nach Südspanien verbreitet. Auch in Italien kommt sie vermutlich vor (cf. Anmerkung S. 24—25).

Die Larven sind rhithrobiont — in den polnischen Karpathen und den deutschen Mittelgebirgen bewohnen sie kleine und mittlere Bäche der β-mesosaproben Stufe — sie dringen aber gelegentlich auch ins Epipotamal vor, wo sie einer größeren Belastung ausgesetzt sind. In flachen Gewässerabschnitten mit geringer Strömung besiedeln sie verschiedene Substrate (Sand, Schlamm, Steine mit niedrigem Aufwuchs) bei Anwesenheit von pflanzlichem Detritus. Wie in kleinen submontanen Flüssen Polens (Sowa 1973), lebt die Art auch in der Argen und der oberen Donau zusammen mit *C. rivulorum.*

Der Entwicklungszyklus ist univoltin (Sowa 1975). Die Überwinterung findet vermutlich im Eistadium statt. Junglarven treten erst im Frühling oder Frühsommer auf. Die Imagines fliegen von A7 (Anfang Juli) bis M10 (Mitte Oktober), doch ist der jährliche Beginn und das Ende der Flugzeit unterschiedlich, da vermutlich witterungsabhängig.

Subimagines schlüpfen an der Argen am Spätnachmittag und bis in die frühen Abendstunden. In Süddeutschland fliegen die Imagines etwa ab 17^{00} Uhr (Anfang August), zunächst einzeln, wobei sie sich bis zu mehreren hundert Metern vom Bach entfernen

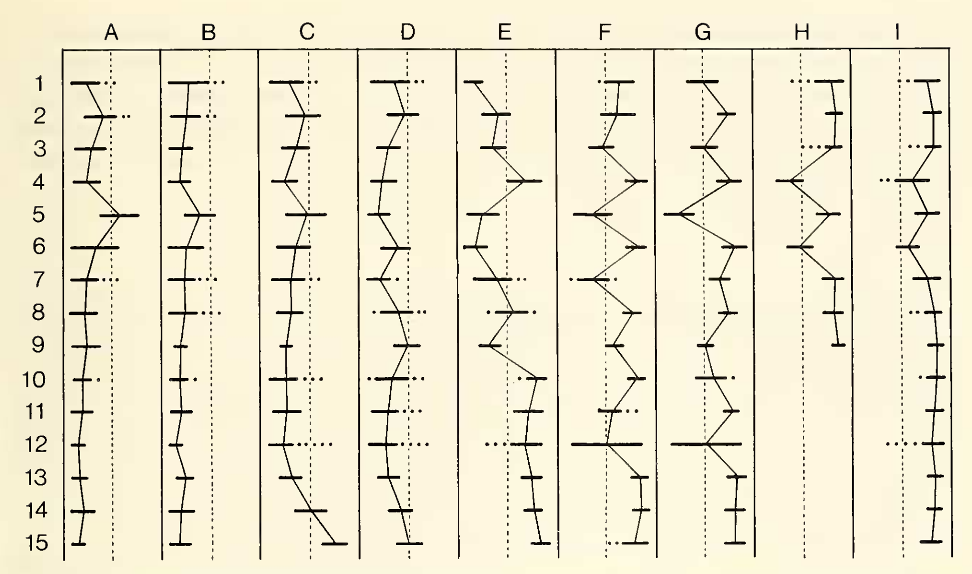


Abb. 3. Merkmalsprofile für verschiedene Populationen der *pseudorivulorum*-Gruppe. — A. *C. beskidensis* (Beskiden), — B. *C. beskidensis* (Wieslauf, Baden-Württemberg), C. *C. beskidensis* (Lein, Baden-Württemberg), — D. *C. beskidensis* (Fulda), — E. *C.* (?) *pseudorivulorum* (Holland), — F. *C. pseudorivulorum belfiorei* ssp. n. (Kalamas-Fluß, Griechenland), — G. *C. pseudorivulorum belfiorei* ssp. n. (Fiume Solinello, Italien), — H. *C. pseudorivulorum* (Main), — I. *C. pseudorivulorum* (Warta).
Merkmale (links: *beskidensis*-Ausführung, rechts: *pseudorivulorum*-Ausführung) 1—8: Imago, 9—15: Larve. —
1. Styligersklerit deutlich breiter als lang / Styligersklerit kaum breiter als lang; —
2. Gonopoden breit, oft auch zur Spitze nur wenig verjüngt / Gonopoden schmal und schlank; —
3. Spitze der Gonopoden mit kräftigen Dörnchen / Bedornung der Spitze reduziert;
4. Apikalfläche des Penis senkrecht zur Ventralfläche / Apikalfläche ventrad geneigt;
5. Apikalfläche des Penis teilweise braun sklerotisiert / Apikalfläche weiß; —
6. Flügellänge > 2,8 mm / Flügellänge < 2,8 mm; —
7. EP kräftig / EP schwächer, Muster reduziert; —
8. Genitalien mit kräftiger CF, oft auch mit EP / CF der Genitalien schwach, kein EP; —
9. Rhithrobiont / potamobiont; —
10. 9. Sternit breit / 9. Sternit länglich; —
11. Lateraldornen am Abdomen kräftig / Lateraldornen klein; —
12. Spitzen der Lateraldornen gerade / Spitzen nach außen gebogen; —
13. Posteriomedianer Fortsatz am 2. Tergit groß / posteriomedianer Fortsatz klein; —
14. Wangenausbuchtung stark, rechtwinklig / Wangenausbuchtung schwach, stumpfwinklig oder abgerundet; —
15. 2. Segment der Labialpalpen 2mal so lang wie das 3. / 2. Segment 1,5mal so lang wie das 3.

können. Dichte Männchenschwärme bilden sich in Gewässernähe über Marken wie Brükken, Wehren und Ufergesträuch. Im Schwarm vollführen die Männchen sehr hektische, kurze Auf- und Abbewegungen. Ihre Schwärmtätigkeit setzt sich auch nach Einbruch der Dämmerung fort. — Die Weibchen fliegen in großer Zahl bachaufwärts, oft in Gesellschaft von *Ephemerella ignita*-Weibchen. Dieses Phänomen konnte ich in Süddeutschland mehrfach beobachten. Die Tiere fliegen dabei nicht nur über dem Bach selbst, sondern auch

über Ufer- und Feldwegen. Den Wegen folgend, entfernen sie sich oft sehr weit von ihrem Ursprungsgewässer, so daß sie ihre Eier wohl nicht mehr dort ablegen können. RESSL (1970) berichtet von einem sehr dichten Weibchenschwarm, der etwa eine Stunde lang an einem Bahnhof in Niederösterreich vorbeiflog, und den er auf 120 Millionen Individuen schätzte! Es handelte sich, wie ich durch Nachbestimmung einiger Tiere feststellen konnte, auch hier um *C. beskidensis*.

Anmerkung

Wie gezeigt wurde, sind sich die beiden Arten der *pseudorivulorum*-Gruppe sehr ähnlich. Die bestehenden Unterschiede sind gradueller Natur. Bei der den *Caenis*-Arten generell eigenen großen Variabilität ihrer diagnostischen Merkmale ist es nicht verwunderlich, daß zwischen *C. pseudorivulorum* und *C. beskidensis* Übergangsformen bestehen. Diese können sich auf wenige Merkmale einzelner Individuen beschränken, sie können aber auch ganze Populationen betreffen. An den Merkmalsprofilen (Abb. 3) erkennt man, daß beide Arten in ihren typischen Formen anhand mehrerer Merkmale gut zu trennen sind (Population A und B für *Caenis beskidensis*, Population H und I für *Caenis pseudorivulorum*). Dabei ist die Trennung im Bereich der larvalen Merkmale eindeutiger. Einzelne Merkmale, die bei einigen wenigen Tieren, oder auch bei allen Individuen einer Population, zur Schwesterart tendieren, sieht man bei den Populationen C und D *(C. beskidensis)* und bei F und G. Die beiden letzteren weisen sich durch mehrere imaginale und larvale Merkmale als zu *C. pseudorivulorum* gehörend aus. Wenige Abweichungen bei den Imagines, zusammen mit einer gewissen geographischen Isolation, lassen aber in diesem Falle die Aufstellung einer Subspecies *(C. ps. belfiorei)* gerechtfertigt erscheinen (cf. Anmerkung S. 24). Die taxonomische Stellung der Population E (Holland) ist dagegen anhand der morphologischen Gegebenheiten nicht zu klären. In der Imaginalphase bewegen sich diese Tiere vorwiegend im *beskidensis*-Bereich, die Larvalmerkmale fordern dagegen eine Zuordnung zu *C. pseudorivulorum* (cf. MOL 1985).

2.5. *Die pusilla-Gruppe*

2.5.1. *Caenis pusilla* Navas 1913

NAVAS 1913: 63; — MALZACHER 1976: 130 (sub *Caenis rhenicola*); — ALBA-TERCEDOR & MALZACHER 1986.

Bemerkung

Nomenklatorische Situation bei ALBA-TERCEDOR & MALZACHER (1986).

Material

Zahlreiche Tiere aller Entwicklungsstadien vom Hochrhein zwischen dem Bodensee und dem Rheinfall bei Schaffhausen. — Zahlreiche ♂♂, 3 ♀♀ und einige Larven vom Kalamas-Fluß, Griechenland (leg. MALICKY). — 1 ♂ (Paratypus) von Zaragoza, Spanien. — Mehrere ♂♂ von verschiedenen Flüssen der Sierra Nevada (leg. ALBA-TERCEDOR). — Einige Larven aus Tunesien (leg. MALICKY). — Larven aus verschiedenen Flüssen Südfrankreichs (leg. PUTHZ). — Einige Larven aus dem River Wye, Wales und aus dem River Frome, Dorset (leg. MOL).

Männchen

Körperlänge [mm]: Rhein: 2,4 (Extreme: 2,0—2,7). Flügellänge: 2,2 (1,9—2,5). In Südeuropa sind die Tiere oft größer (BELFIORE 1984). Griechenland: Körperlänge: 2,3—3,0. Flügellänge: 2,2—2,7 mm.

CF: Meso- und Metanotum mittel- bis dunkelbraun, in Südeuropa bis schwarzbraun: Leisten schwarzbraun bis schwarz; Pleuralplatten nur wenig heller. Kopf, Pronotum und Prosternum gelbbraun, letzteres mit schwarzbrauner Umrandung. Abdomen weißlich bis gelbbraun. Coxen, Mittel- und Hintertrochanter, Längsleisten an den Femora gelbbraun bis kastanienbraun.

EP: Sehr intensiv; meist kräftiger als bei *C. beskidensis.* Kopf an der ganzen dorsalen Oberfläche bis zur Oberlippe sehr dicht dunkel- bis schwarzbraun. Augenbasen schwarz. Pronotum nur im vorderen Drittel kräftiger gefärbt, nach hinten abgeschwächt. Abdominaltergite fast vollständig stark pigmentiert, besonders die vorderen Segmente sowie Tergit 9 und 10. Manchmal mit heller Mittellinie, die dann von dunklen Streifen flankiert wird. Intensiv schwarze, strichförmige Randflecken. Cerci im basalen Drittel geringelt, die Basalglieder ganz pigmentiert. Außerdem mehr oder weniger starke Pigmenteinlagerungen im Bereich der Coxen, des Mentum und der Fühlerbasis sowie an Pro-, Meso- und Metasternum. Vorderfemora und -tarsen grau getönt. Färbung der vorderen Flügeladern meist schwächer als bei *C. beskidensis.*

Fühlergeißel basal nicht auffällig erweitert. Kein fingerförmiger Fortsatz am Abdominaltergit 2. Verhältnis von Vorderfemur zu -tibia sehr variabel: 0,45—0,56 (!). Tarsalglieder 1 und 2 so lang wie 3—5 zusammen.

Penis amboßförmig, mit dreieckigen Loben. Dorsad geneigt erscheinen die Loben schmäler und spitzer. Dann sind oft 2 paramediane Höcker sichtbar (MALZACHER 1984: Taf. 6: 7—9). Gonopoden kurz und breit, in einen langen kräftigen Dorn auslaufend. REM-Aufnahmen zeigen, daß die Spitze aus mehreren miteinander verklebten Borsten besteht. Im apikalen Teil des Dorns sind auch lichtoptisch manchmal noch einzelne Börstchen zu erkennen (Taf. 8: 17—20). Styligersklerit sehr breit; rechteckig oder halboval, mit breiten Apophysen. Lateralsklerite breit bandförmig, nach vorne konvergierend und zum runden Zentralsklerit hin meist abgewinkelt. Alle Sklerite, die Gonopoden und die basalen und lateralen Teile des 9. Sternits sind kräftig dunkelbraun gefärbt. Der Styligersklerit zeigt neben den Apophysen je eine kleine ungefärbte Zone von unterschiedlicher Form und Größe. Zur Variabilität von Styligersklerit und Gonopoden cf. ALBA-TERCEDOR & MALZACHER (1986: Fig. 1 und 2).

Weibchen

Körperlänge [mm]: 2,6—3,2. Flügellänge: 2,4—2,8. In Griechenland bis 4,0 beziehungsweise 3,2.

CF: Meist etwas heller als bei den Männchen.

EP: Am Hinterrand des Kopfes oft etwas aufgehellt. Die hinteren Abdominaltergite manchmal nur teilweise pigmentiert.

Prosternum gleichseitig dreieckig, mit leicht konkaven Seiten und spitzer Vorderecke. Abdomen mit sehr kurzen, oft nicht sichtbaren Lateralfortsätzen (Taf. 11: 1).

Eier mit einem Epithema; eine lange Micropyle mit großem runden Vorhof. Die Chorion-Struktur besteht aus kleinen Feldern, in denen mehrere Poren dicht beisammen liegen.

Larve

Körperlänge der Nymphe: Bis 3,8 mm (Rhein) und 4,5 mm (Südeuropa).

CF: Den Arten der *pseudorivulorum*-Gruppe sehr ähnlich. Deutliche braune Flecken an den Abdominaltergiten.

EP: Am Kopf die gesamte Fläche zwischen den Ocellen, nach vorne um den Frontalo-

cellus herum und seitlich an den Augen bis zum Hinterrand pigmentiert; einen halbovalen Fleck freilassend. Zeichnung des Pronotum schwach. Mesonotum manchmal mit Schulterflecken (Taf. 12: 6). Abdominaltergite kräftig, meist ganzflächig pigmentiert, oft durch helle Längsstreifen jederseits in 3 unterschiedlich große Flecken unterteilt. Manchmal auch an den Sterniten laterale, und — an Pro-, Meso- und Metasternum — mediane Pigmentflecken. Zu den pleuralen Flecken kommen je 1 bis 2 an Mittel- und Hintercoxen.

2. Segment des Labialpalpus entlang der Mittellinie ungefähr 1,5mal so lang wie das dritte. Seitenränder des Pronotum gerade und parallel, mit verrundeten Vorderecken (Taf. 13: 14). Tarsalklauen an der basalen Hälfte des Innenrandes mit 4—6 kräftigen Zähnchen (Taf. 13: 6). Transversale Borstenreihe auf dem Vorderfemur besteht aus 6—10 kurzen kräftigen Borsten, mit abgerundeter Spitze und nur kurzer apikaler Befiederung (Taf. 17: 3—4).

Die Microtrichien-Reihe an der Unterseite der Deckkiemen erreicht kaum die Mitte des Hinterrandes (Taf. 18: 3). Sie besteht aus sehr breiten Fiederbörstchen, deren gerade Basen dicht beieinander liegen (Taf. 18: 8). Lateraldornen des Abdomen kurz, nur etwa ⅕ der Segmentlänge erreichend. 9. Sternit breit, mit eingebuchtetem Hinterrand (Taf. 22: 2). Seitenränder des Abdomen und der Deckkiemen mit kurzen stumpfen Börstchen von etwa gleicher Länge besetzt (Taf. 22: 3). Posterio-medianer Fortsatz auf dem 2. Tergit von mittlerer Länge. An Kopf und Thorax mit körniger Oberflächenstruktur, am Abdomen, den Deckkiemen und den Femora mit meist sehr spitzen und dicht stehenden Zähnchen.

Anmerkung

In Südengland (Dorset und Wales) wurden unlängst einige Larven der *pusilla*-Gruppe gefunden (leg. Mol). Sie sind deutlich größer als die bisher bekannten Larven von *C. pusilla* und haben außer der transversalen Borstenreihe auf allen Femora zahlreiche kräftige Borsten. Ob es sich hierbei um *C. pusilla* oder um eine nahe verwandte Art handelt, ist durch Imagofunde zu klären.

Verbreitung, Biologie und Ökologie

C. pusilla ist über den Mittelmeerraum weit verbreitet, wo sie bisher in folgenden Ländern gefunden wurde: Spanien (Navas 1913 und Alba-Tercedor leg.), Südfrankreich (leg. Puthz, Malzacher), Italien (Belfiore 1984), Griechenland und Tunesien (leg. Malicky). Durch Vorstöße nach Norden konnten einige Gebiete mit milderem Klima besiedelt werden: Hochrhein/Bodenseegebiet (Malzacher 1976), Südböhmen (Soldan 1983) und Südengland (leg. Mol).

Die Larven bewohnen Metarhithral und Epi- bis Mesopotamal, wo sie mit Arten der *macrura*-Gruppe (Rhein und verschiedene Flüsse Südfrankreichs) oder mit denen der *pseudorivulorum*-Gruppe (Südspanien und Griechenland) zusammenleben. Im Rhein kommen sie vorwiegend auf Geröll an strömungsarmen Stellen vor, andererorts (Argens, Department Var) auf schlammig lehmigem Grund.

Die bisherigen Imago-Funde im Mittelmeergebiet sprechen dafür, daß die Art dort 2 Generationen pro Jahr hat. Die ersten Imagines fliegen in Mittelitalien schon Anfang Mai (Belfiore 1984). In Griechenland wurden Männchen am Kalamas-Fluß Anfang Juni und Ende September gefunden. In den nördlichen Gebieten ist *C. pusilla* dagegen univoltin. Junglarven werden im Rhein den ganzen Winter über gefunden. Sie wachsen im Frühjahr schnell heran und schlüpfen von M6 bis E7.

Einzelne Imagines fliegen schon am frühen Nachmittag. Ab 17^{00} sieht man große Schwärme über den Uferwiesen (Malzacher 1976). Sie sind horizontal ausgerichtet,

bilden also keine langen Schläuche wie *C. luctuosa*. In Abhängigkeit von der Windstärke verändern sie aber häufig ihre Höhe.

2.6. *Die lactea-Gruppe*

2.6.1. *Caenis lactea* (Burmeister 1839)

BURMEISTER 1839: 796 (sub *Oxycypha lactea*); — BENGTSSON 1917: 185 (sub *Caenis nocturna*); — TIENSUU 1939: 122 (sub *Caenis undosa*); — SAARISTO 1966: 84 (sub *Caenis nocturna*); — JACOB 1974: 94.

Bemerkungen zur Nomenklatur

Die Synonymie von *Caenis nocturna* Bengtsson mit *Oxycypha lactea* Burmeister wurde von JACOB (1974) ausgesprochen. Nomenklatorische Situation und Synonymie-Verhältnisse sind dort ausführlich beschrieben.

Material

Zahlreiche Tiere aller Entwicklungsstadien vom Bodensee. — Zahlreiche ♂♂ und ♀♀ vom kleinen Plöner See; 2 Larvenexuvien vom großen Plöner See (leg. EHRENBERG). — Mehrere Larven vom Dreifelder Weiher, Westerwald (leg. HERBST). — 2 Larven aus der Havel, Berlin (coll. PUTHZ). — Mehrere ♂♂ von Pomarze, Polen (coll. SOWA). — Einige ♀♀ aus der Bretagne (leg. THIBAULT).

Männchen

Körperlänge [mm]: 3,9 (Extreme: 3,4—4,4). Flügellänge: 3,6 (3,3—3,8).

CF: Meso- und Metanotum sowie die Pleuralplatten dunkelbraun mit schwarzbraunen Leisten. Prosternum, ventrale und frontale Kopfteile, Vordercoxen und -femora, Vorderknie und das 10. Tergit teilweise braun oder dunkelgrau. Pronotum, Kopf und Basis der Fühler heller. Abdomen, Beine und Cerci weiß.

EP: Kopf dorsal stark pigmentiert. Vertex-Felder in der Mitte manchmal mit hellen Querflecken; im vorderen Drittel mit schwarzen Längslinien, die schräg nach hinten-außen verlaufen. Am Pronotum sind die vordere Querlinie und die caudolateralen Flecken besonders betont. Außer den weißen Randstreifen sind am Abdomen die Tergite 1 und 2 ganz pigmentfrei, 7, 8 und 9 teilweise. Bei schwach gefärbten Exemplaren beschränkt sich die Pigmentierung auf einen rechteckigen Fleck in der Mitte der Tergite 3—6. Auch die Sternite manchmal mit schwächeren lateralen Flecken. Je eine scharf begrenzte tiefschwarze Makel an Mittel- und Hintercoxen. Cerci schwach geringelt. Alle hellen Flächen sind meist rein weiß, so daß sie auffällig zu den dunklen Teilen und Zeichnungen kontrastieren.

Vertex gewölbt. Postoccipitalleisten median auffallend verdickt und nach hinten erweitert. Verhältnis von Vorderfemur zu -tibia 0,43—0,47. Tarsalglieder 1 und 2 deutlich kürzer als 3—5. Prosternum schmal, nach vorne mit fast parallelen Seiten und breit verrundet, abgestutzt oder offen.

Penis mit fast parallelseitigem Schaft, der von den abgerundeten Loben seitlich nur wenig überragt wird. Mit auffälliger V-förmiger Sklerotisierung, die der ventralen Querfalte entspricht. Die warzige Oberfläche des Sklerits trägt zahlreiche Sensillen. Apikal schließt sich ein schwächer sklerotisierter Bereich an, der bis auf die Dorsalseite reichen kann (MALZACHER 1984: Taf. 5: 3—5). Gonopoden relativ kurz und breit; Gelenkflächen fast rechtwinklig zur Längsachse. Die meist deutlich abgesetzte Spitze besteht aus wenigen kurzen Dörnchen (Taf. 8: 14—16). Styligersklerit breit, mit langen geraden Apophysen. Lateralsklerite dünn; sie erreichen den länglich-ovalen Zentralsklerit meist nicht. Dieser hat keine Verbindung zum Vorderrand des Segmentes. Sklerite und Gonopoden (zur

Spitze allmählich abgeschwächt) graubraun bis grauschwarz gefärbt, jedoch nicht so stark wie die Penis-Sklerotisierung. Färbung des Styligersklerits median (meist) unterbrochen und an den Seitenrändern aufgehellt. Lateralflächen des Sternits oft mit schwarzem EP (Taf. 5: 3—5).

Weibchen

Körperlänge: 5,1—6,2 mm. Flügellänge: 4,3—4,7 mm.

EP: Schwächer als beim Männchen. Am Abdomen meist nur die Mitte der Tergite 3—6 pigmentiert.

Wölbung des Vertex meist noch auffälliger als beim Männchen. Prosternum vorne sehr breit abgerundet oder offen. Lateralfortsätze am Abdomen von mittlerer Länge (Taf. 11: 4), manchmal auch kürzer.

Eier mit 2 Epithemata und netzförmigen Chorion-Leisten.

Larve

Körpergröße: Bis zu 6,4 mm.

CF: Grundfärbung gelbbraun bis dunkelbraun, mit auffälligem Muster aus gelblich weißen Flecken: Vertex meist ganz hell. Pronotum mit hellen Randstreifen und Mittellinie, sowie einigen kleineren Flecken dazwischen. Mesonotum mit zwei Streifen am Innenrand der Flügelanlagen, die auch die Basis umfassen; davor lateral 2 bis 3 Flecken abnehmender Größe, die auch zusammenfließen können. Ein medianer Streifen ist oft von 2 etwa V-förmigen Makeln flankiert. Außerdem zwischen den Flügelanlagen 3 ebenfalls oft zusammenfließende Flecken. Das abdominale Muster wird von medianen und lateralen hellen Zonen unterschiedlicher Ausdehnung gebildet. An den Deckkiemen sind die Außenränder, die Vorderecken, die Längskiele und ein Querband in der hinteren Hälfte hell. Cerci ganz und Beine größtenteils gelblich-weiß. Femora mit braunen Querbinden im distalen Drittel, Tibien und Tarsen mit je einem breiten Band in der Mitte.

EP: Sehr spärlich. Hinterrand des Kopfes neben den Augen jederseits mit einem kleinen Pigmentfleck. Je ein kleiner schwarzbrauner Fleck an Mittel- und Hintercoxen.

Vertex stark gewölbt, Clypeus und Oberlippe vorne steil abfallend. Wangenrand vor den Augen nicht oder nur ganz schwach vorgewölbt. 2. Segment des Labialpalpus entlang der Mittellinie 1,2—1,4mal so lang wie das dritte (Abb. 1b). Seitenränder des Pronotum nach vorne konvergierend; Hinterecken verrundet; Vorderecken manchmal etwas abgesetzt (Taf. 13: 16). Tarsalklauen der Vorderbeine lang und gleichmäßig gebogen. Innenrand mit 8—15 Zähnchen besetzt (Taf. 13: 4). Vorderfemora entlang der Mittellinie mit einer lockeren Ansammlung von Borsten unterschiedlicher Länge und Stärke. Diese Borsten sind — wie auch entsprechende auf Mittel- und Hinterfemora und an den Tibien — oft bifid (nicht pseudobifid!). Eine transversale Borstenreihe fehlt. — Microtrichien-Reihe an der Unterseite der Deckkiemen endet in der hinteren inneren Ecke. Microtrichien länglich, meist an einer Längsseite mit gerader Kante, die in einen kleinen Dorn auslaufen kann (Taf. 18: 6). Lateraldornen des Abdomens lang und seitlich weit ausladend. Die langen Spitzen sind, besonders bei männlichen Larven, oft etwas nach außen gebogen. 9. Sternit hinten in eine dreieckige Spitze auslaufend (Taf. 21: 1). — Oberfläche von Kopf und Thorax fein körnig strukturiert, oft verwaschen. Deckkiemen und Abdomen mit winzigen Zähnchen, die an vielen Stellen nur noch angedeutet sind, an anderen — wie im Bereich der Coxen — auch verstärkt sein können. Neben wenigen längeren Borsten findet man überall am Körper Microtrichien, die im Lichtmikroskop hand- oder geweihartig

verzweigt erscheinen. In Wirklichkeit sind die Strahlen von einer sehr feinen, ganzrandigen Membran umgeben. An den Coxen und Femora findet man Übergangsformen zu größeren poly- und bifiden Borsten.

Verbreitung, Biologie und Ökologie

Caenis lactea wurde bisher gemeldet aus: Schweden (BENGTSSON 1917), Norwegen (BREKKE 1965, DAHLBY 1973), Finnland (TIENSUU 1939, SAARISTO 1966, MIKKOLA 1972), Dänemark (JENSEN 1961), Frankreich (leg. THIBAULT), Holland (MOL 1983), Polen (KEFFERMÜLLER 1960, JACOB 1973 und SOWA leg.), Schweiz (ZURWERRA & TOMKA 1984), Österreich (MALZACHER 1973), CSSR (LANDA 1959) und UdSSR (TSCHERNOVA 1964). — Aus Deutschland sind folgende Funde bekannt: Mecklenburg, Oderhaff, Havel (JACOB 1973), Schleswig-Holstein (leg. EHRENBERG, MALZACHER, MÜLLER-LIEBENAU), Westerwald (leg. HERBST) und Bodenseegebiet (MALZACHER 1973, 1981).

Hauptsächlicher Lebensbereich der Larven sind meso- bis eutrophe Seen, wo sie bevorzugt Verlandungszonen und andere Gebiete mit stärkerer Sedimentation bewohnen. Strömungsarme Bereiche von Fließgewässern werden ebenfalls besiedelt, besonders in seenreichen Gebieten (Havel). Die Larven leben auf Geröllen, am Rande von Schilffeldern (Rhizomstufe) und in *Chara*-Beständen (JACOB 1973, MALZACHER 1973). In den eutrophen Bereichen des Bodensees ist die Art zusammen mit *C. horaria* dominant, *C. luctuosa* lediglich präsent. An sedimentierenden Uferabschnitten im mesotrophen Bereich ist *C. lactea* dagegen viel seltener als die beiden anderen Arten. Diese Zusammensetzung entspricht auch den Verhältnissen im Maarsseveen-See in Holland (MOL 1983), wo *C. lactea* bis in eine Tiefe von 6 m gefunden wird. In kleineren, flachen Seen mit stärkerer Eutrophierung (kleiner Plöner See) findet man die Artenkombination *C. lactea, C. horaria* und *C. robusta.*

C. lactea hat nur eine Generation pro Jahr (LANDA 1968). Der Entwicklungszyklus ist jedoch noch nicht genau untersucht. LANDA vermutet eine Ei-Diapause im Winter und Frühjahr. Am Bodensee wurden Larven nie vor M6 gefunden. Erstaunlich ist, daß zu diesem Zeitpunkt neben kleinen 2,0—2,5 mm langen Larven auch schon mittelgroße vorkommen. Die Larven wachsen also, wenn die Entwicklung einmal eingesetzt hat, sehr rasch heran (cf. MOL 1983). Andererseits findet man den ganzen Sommer über Larven sehr unterschiedlicher Größe, was auf ein unterschiedlich schnelles Wachstum oder auf stark retardiertes Schlüpfen aus den Eiern hinweist. Die Hauptflugzeit ist am Bodensee Mitte August bis Mitte September. Bei schneller Erwärmung des Wasserkörpers in kleineren Seen und Teichen kann das Schlüpfen der Adulttiere bereits Mitte Juli beginnen.

Eine interessante Beobachtung konnte ich am Bodensee-Untersee machen. In einer Probe vom 28. 8., also mitten in der Hauptflugzeit, waren 55 Larven und Nymphen von *C. lactea* mit Längen von 1,0 bis 6,0 mm enthalten! Die Verteilung auf die einzelnen Größenklassen (Abb. 4) zeigt 2 Maxima: im Bereich von 1,5 mm und im Bereich von 3,5 bis 6 mm. Dies läßt sich nicht mehr allein durch retardiertes Schlüpfen erklären. Vielmehr müssen hier bereits Junglarven aus den kurz zuvor abgelegten Eiern geschlüpft sein. Auch Ende November fand ich einmal wenige Junglarven. Abgesehen davon bleibt aber die Tatsache, daß andere Autoren bisher noch nie Larven von *C. lactea* im Winterhalbjahr fanden. Eine Ei-Diapause scheint aber zumindest nicht obligatorisch zu sein. Sie wäre auch, wie ich früher schon ausführte (MALZACHER 1973), für Bewohner des Litorals von Seen mit großen Wasserstandsschwankungen von Nachteil.

C. lactea ist ein abendlicher Dämmerungsflieger. Am kleinen Plöner See beginnt das Schlüpfen der Subimagines etwa 1,5 Stunden vor Sonnenuntergang. Um diese Zeit und später sieht man zahlreiche einzeln fliegende Tiere beiderlei Geschlechts bis zu einer

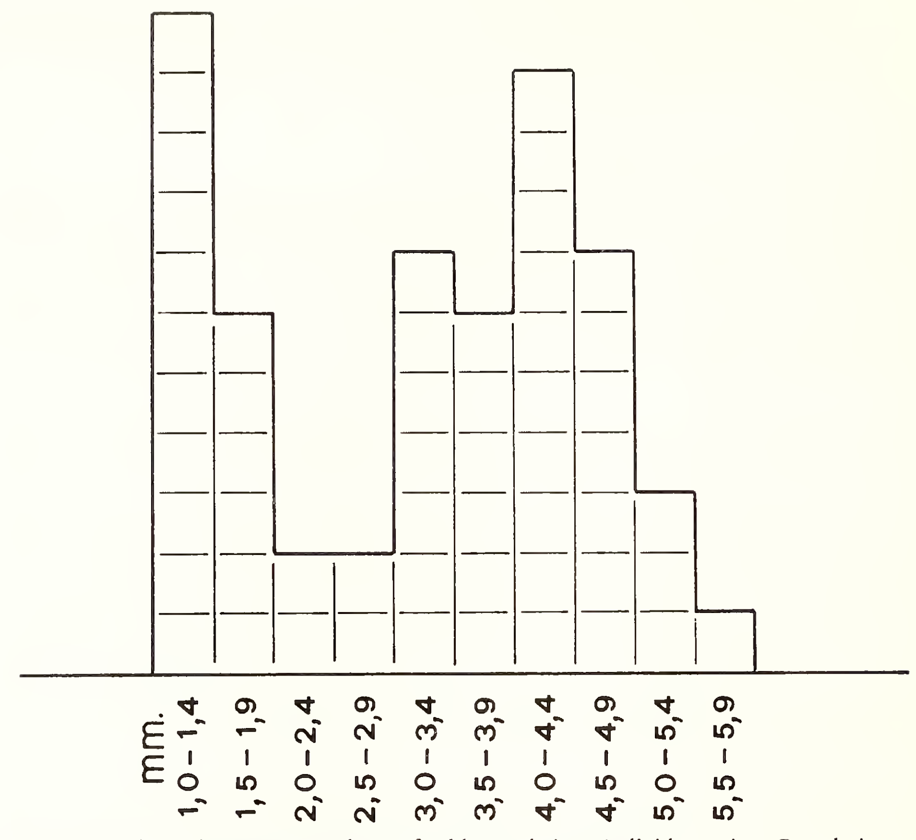


Abb. 4. Verteilung der Larven nach Größenklassen bei 55 Individuen einer Population von *C. lactea* aus dem Bodensee-Untersee, vom 28. 8. 1972.

Entfernung von 50—80 m vom Ufer. Kleinere Schwärme, die sich aber immer wieder auflösen, bilden sich etwa 1 Stunde vor Sonnenuntergang. Große Schwärme formieren sich bei beginnender Dämmerung über oder neben Gesträuchen in ca. 3—4 m Höhe sowie im freien Raum zwischen Baumkronen (8 m und höher). Etwa 1,5 Stunden nach Sonnenuntergang (Ende der bürgerlichen Dämmerung) scheint der Schwarmflug beendet zu sein. Damit fliegt *C. lactea* tagesrhythmisch etwas früher als *C. horaria* und *C. robusta* (cf. Kurtze 1974).

2.7. *Die valentinae-Gruppe*

2.7.1. *Caenis valentinae* Grandi 1951

Grandi 1951: 124.

Bemerkung

Von dieser Art ist nur die Serie der Typen bekannt, die 1941 von Grandi bei Bologna gefunden wurden.

Material

1 ♂ und 1 ♀ (Paratypen) vom Fiume Reno, Casteldebole, Bologna (coll. Grandi).

Männchen

Körperlänge: Ca. 2 mm. Flügellänge: Ca. 1,9 mm.

CF: Thorax braun; sonst hell-gelblich bis weiß.

EP: Etwas bräunliches Pigment an der Dorsalseite des Kopfes; sonst weitgehend ohne EP.

Fühlergeißel basal schwach asymmetrisch erweitert. Prosternaldreieck breit und kurz, vorne abgerundet oder abgestutzt. Verhältnis von Femur zu Tibia der Vorderbeine 0,69. Tarsalglieder 1 und 2 nur wenig kürzer als 3—5. Tarsus etwa so lang wie die Tibia (bei den anderen Arten ist die Tibia ⅙ bis ⅓ länger).

Ein Vergleich zwischen dem mir zur Verfügung stehenden Männchen und der Abbildung bei GRANDI zeigt, daß die Details der Genitalien variabel sind. Penisloben breit abgerundet, den Schaft seitlich kaum überragend. Bei dorsad gebogenem Penisapex können die Loben deutlicher abgesetzt und spitziger sein (GRANDI 1951: 125, Fig. VI, 2). Penis von der Styligerplatte fast oder ganz verdeckt. Styliger-Hinterrand lateral stark, in der Mitte schwach gebogen. Der Styligersklerit, der wie alle anderen Teile unpigmentiert ist, hat 2 lange gerade Apophysen. Hinterecken des 9. Sternits stark eingezogen, von ventral nicht sichtbar (Taf. 7: 1). Gonopoden zur Spitze stark verjüngt, ab der Mitte etwas nach außen gebogen (Taf. 9: 16) oder gerade (GRANDI 1951: 125, Fig. VI, 2). Apikal mit 2 langen kräftigen Dornen, die auf einem kleinen Höckerchen sitzen und von dünnen Borsten umgeben sind (Taf. 9: 16). Ganze Oberfläche mit sehr feinen Trichomen.

Weibchen

Körperlänge: 2,5—2,8 mm. Flügellänge: Ca. 2,4 mm.

Färbung wie beim Männchen.

Prosternum sehr breit dreieckig, vorne abgerundet.

Die Larve ist unbekannt.

3. Verbreitungsbild der europäischen *Caenis*-Arten

Die nomenklatorisch-taxonomischen Erkenntnisse und zahlreiche Neufunde erlauben eine neue Zusammenstellung aller Verbreitungsangaben (Abb. 5) nach dem Schema der Limnofauna Europaea (PUTHZ 1978). Die Bedeutung der Zeichen und Kennziffern ist der Limnofauna Europaea zu entnehmen.

Drei der Arten sind Endemiten im Sinne der Limnofauna Europaea, das heißt sie kommen nur in einem Teilareal vor. *C. valentinae* ist nur aus der Umgebung von Bologna bekannt. *C. strugaensis* und *C. martae* sind dagegen in ihren jeweiligen Teilarealen weiter verbreitet.

C. horaria ist palaearktisch verbreitet, was durch mehrere Funde in Ostasien belegt ist.

Von den 3 Arten *robusta, lactea* und *nivea (= rivulorum)* vermutete JACOB (1973), daß es sich um sibirische Faunenelemente handelt. Unter der Berücksichtigung der weiten Verbreitung im östlichen Mittelmeerraum könnte man *C. robusta* als sibirische Art meridionalen Typs bezeichnen. *C. lactea* zeigt dagegen nach heutiger Kenntnis das Bild einer expansiven tundralen Art (progressive nördliche Gletscherrandart). Ihr Verbreitungsgebiet ist fast identisch mit dem, das ILLIES (1964) am Beispiel der Plecoptere *Rhyacophila septentrionis* aufzeigt. *C. rivulorum* ist weiter verbreitet als *C. lactea*. Hinzu kommt, daß unterschiedliche Angaben zu Größe und zum Entwicklungszyklus vorliegen,

		westl. Mediterr.			Al-pen	Balkan			zentr. Mittelgebirge			Donauländer		Tiefebene				Großbrit., Island			Fennoskandien				Kau-kas.	Kasp.	
	X	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	Y
horaria		●		●	●	●	●	●	●	●		●	●	●	●	●	●	●	●	—	●	●	●	●			
robusta				●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	○	●	—	●	—				●	○	○	●
strugaensis	—	—	—	—	—		+		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
rivulorum		●	●		●			(?)	●	●	●			●	●	○	●	●	●	—	●	●	○	●			
macrura				●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●		●	—	●	●		●	●		●
martae			—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
luctuosa	●	●	○	●	●	·		●	●	●	·	●	●	●	●	●	●	●	●	—	●	●		●	●		
pseudorivulorum				●		·	●	·		●	·	●	○	·	●	·	●			—							●
beskidensis		●			·				○	●	●			○	●		○			—							
pusilla	●	●	○	●	·		●		○	●				●	—	—	—		●	—	—	—	—	—	—		
lactea					●					●				●	●	●	●			—	●	●	○	●			
valentinae				+		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Abb. 5. Verbreitungsübersicht der europäischen *Caenis*-Arten nach dem Schema der Limnofauna Europaea.

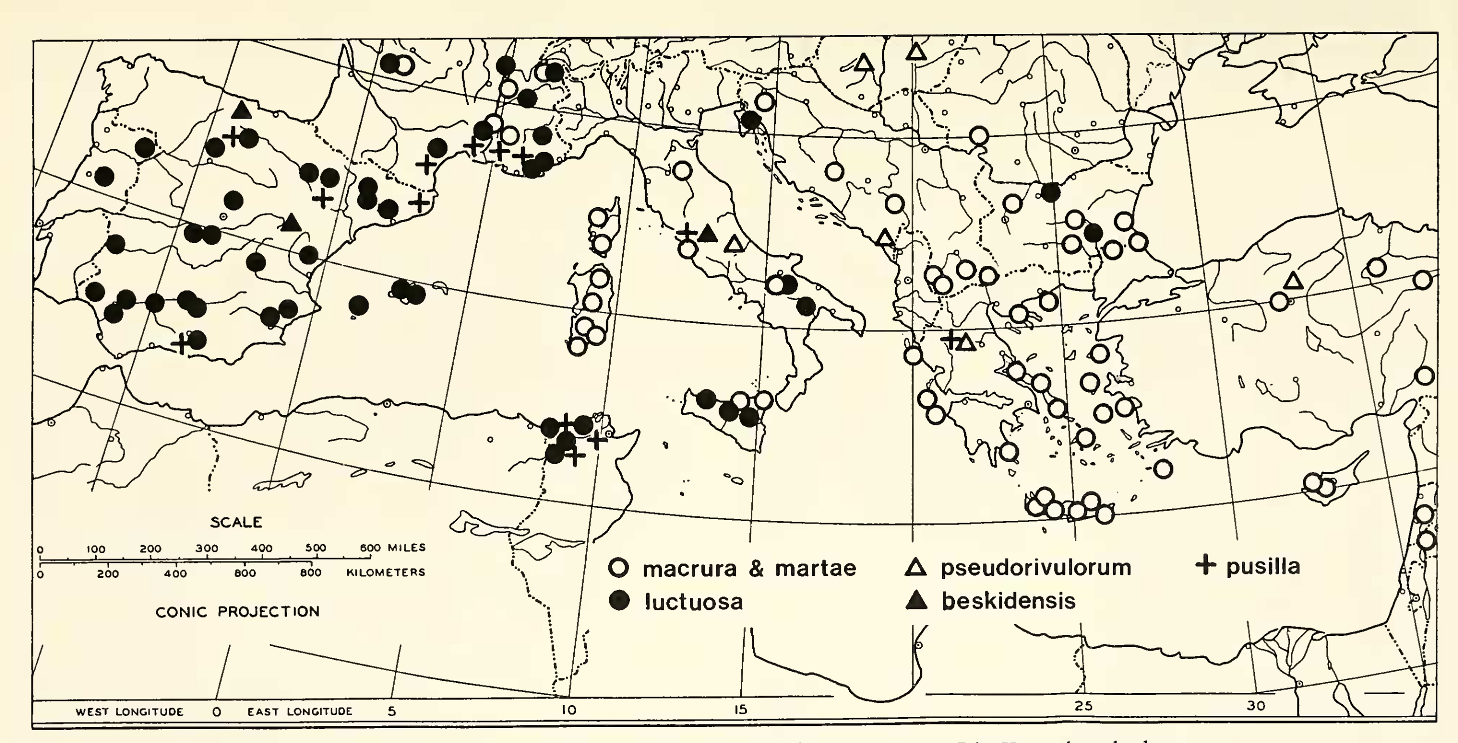


Abb. 6. Verbreitung einiger *Caenis*-Arten im Mittelmeerraum. — Die Karte beruht hauptsächlich auf Funden aus der Sammlung von Dr. MALICKY. Berücksichtigt wurden ferner Funde von: ALBA-TERCEDOR (1981 und unveröff.), BELFIORE (1978, 1984 und unveröff.), JACOB (1972), KINZELBACH (unveröff.), MALZACHER (unveröff.), NAVAS (1913), NILGÜN KAZANCI (unveröff.), PUTHZ (1980 und unveröff.), RUSSEV (1966), RUSSEV et al. (1983), RUSSEV et alii (1984), THOMAS et al. (1983).

so daß die Möglichkeit einer zeitweiligen Nord-Süd-Disjunktion, die zu 2 Unterarten geführt hat, nicht ausgeschlossen werden kann.

Zu den expansiv holomediterranen Arten zählt *C. pusilla.* Ihre Arealerweiterungen gehen nördlich bis Südengland und südlich — vermutlich über Gibraltar — bis Tunesien. Die dortigen Populationen unterscheiden sich in beiden Fällen etwas von der Stammform.

Durch die vorliegenden Untersuchungen hat sich bestätigt, daß *C. luctuosa* in Westeuropa, und *C. macrura* in Osteuropa häufiger ist. Am klarsten werden die Verhältnisse im Mittelmeerraum ersichtlich (Abb. 6). Der östliche Mittelmeerraum wird ausschließlich von *C. macrura* und ihren Unterarten besiedelt, und zwar in hoher Populationsdichte. *C. luctuosa* ist dagegen im westlichen Mittelmeerraum Alleinvertreter der *macrura*-Gruppe. Im Grenzgebiet Süditalien—Sizilien kommen beide Arten vor.

Sardinien und vermutlich auch Korsika wird von *C. martae* bewohnt, die *C. macrura* nahesteht (Abb. 6).

Die *macrura*-Gruppe ist in Zentral- und Ostafrika durch zahlreiche Arten vertreten. Von dort könnte die Besiedlung Mitteleuropas über das östliche Mittelmeerbecken erfolgt sein. Durch eine (oder mehrere) glazial bedingte Ost-West-Disjunktion(en) sind dann die heutigen Arten in ihrer gegenwärtigen Verbreitung entstanden.

Auch für das Artenpaar *C. pseudorivulorum* — *C. beskidensis* deutet sich eine frühere Trennung in ein osteuropäisches und ein westeuropäisches Areal an, wenn auch die Funde für eine differenzierte Aussage noch zu spärlich sind. Die Trennung war in diesem Fall vermutlich nicht ausreichend, um die beiden Arten genetisch vollkommen zu isolieren. So könnte die in Holland vorkommende Form aus einer Bastardisierung resultieren, während eine Vermischung der polnischen Populationen beider Arten offenbar nicht mehr möglich ist.

4. Literatur

Alba-Tercedor, J. (1981): Recopilation de Citas de Efermeropteros en la Peninsula Iberica e Islas Baleares. — Trab. Monogr. Dep. Zool. Univ. Granada, (N.S.) **4** (2): 41—81; Granada.

Alba-Tercedor, J. & P. Malzacher (1986): A new synonym in the Genus *Caenis* Stephens 1835 (Ephemeroptera Caenidae). — Aquatic Insects **8**: (1): 55—58; Lisse.

Armitage, P. D. (1976): A quantitative study of the invertebrate fauna of the River Tees below Cow Green reservoire. — Freshw. Biol. **6**: 229—240; Oxford.

Aro, J. E. (1928): Suomen päiväkorennoiset. — Otavan Hyönteiskirjasiä **3**: 1—68; Helsinki.

Belfiore, C. (1978): Note su Efemerotteri racolti in Puglia e Basilicata. — Boll. Ass. romana Ent. **33**: 1—8; Roma.

— (1984): Note su alcune specie italiane del genere *Caenis* Stephens 1835, con descrizione di *C. martae* n. sp. (Ephemeroptera, Caenidae). — Fragm. ent., Roma **17** (2): 215—219; Roma.

Bengtsson, S. (1912a): Neue Ephemeriden aus Schweden. — Ent. Tidskr. **33**: 107—117; Stockholm.

— (1912b): An analysis of the Scandinavian species of Ephemerida described by older authors. — Ark. Zool. 7 (36): 1—21; Uppsala.

— (1913): Undersökningar öfver äggen hos Ephemeriderna. — Ent. Tidskr. **34** (2—4): 271—320; Stockholm.

— (1917): Weitere Beiträge zur Kenntnis der nordischen Eintagsfliegen. — Ent. Tidskr. **38**: 174—194; Stockholm.

Bengtsson, J., I. Butz & B. L. Madsen (1972): Op strømsflugt hos vandløbsinsekter. — Flora Fauna **78**: 102—104; Silkeborg.

Berczik, A. (1973): Periodische Aspektveränderungen der Zoozönosen auf Reisfeldern in Ungarn. — Verh. Int. Verein theor. angew. Limnol. **18:** 1742—1750; Stuttgart.

Berg, K. (1948): Biological studies on the river Susaa. — Folia Limnol. Scand. **4:** 111—116; København.

Brekke, R. (1965): Bidrag till kunnskapen om Norges dögn-stenog vårfluer (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera). — Norsk. ent. Tidskr. **13** (1—2): 11—15; Oslo.

Brittain, J. E. (1974): Studies on the lentic Ephemeroptera and Plecoptera of Southern Norway. — Norsk. ent. Tidskr. **21:** 135—154; Oslo.

Burmeister, H. C. (1839): Handbuch der Entomologie **2** (2): 757—1050; Berlin.

Dahlby, R. (1973): A check-list and synonyms of the Norwegian species of Ephemeroptera. — Norsk. ent. Tidskr. **20:** 249—252; Oslo.

Degrange, Ch. (1957a): Deux *Caenis* nouveaux pour la faune française: *C. robusta* Etn. et *C. rivulorum* Etn. (Ephem.). — Bull. Soc. ent. France **62:** 75—77; Paris.

— (1957b): Note de synonymie: *Caenis incus* Bengtsson, 1912 = *Caenis robusta* Eaton 1884 (Ephemeroptera). — Trav. Lab. Hydrobiol. Piscic. Univ. Grenoble **48/49:** 33—36; Grenoble.

Eaton, A. E. (1871): A monograph on the Ephemeridae. — Trans. r. ent. Soc. Lond. **1871:** 1—164; London.

— (1884): A revisional monograph of recent Ephemeridae or mayflies. Pt. 2. — Trans. linn. Soc. Lond. **3:** 77—152; London.

Egglishaw, H. J. (1969): The distribution of benthic invertebrates on substrata in fast flowing streams. — J. anim. Ecol. **38:** 19—33; Cambridge.

Elliott, J. M. (1971): Upstream movements of benthic invertebrates in a Lake District stream. — J. anim. Ecol. **40:** 235—252; Cambridge.

Elliott, J. M. & U. H. Humpesch (1983): A key to the adults of the British Ephemeroptera. — Freshw. biol. Ass. Sci. Publ. No. 47: 1—101; Ambleside.

Fahy, E. (1973): Observations on the growth of Ephemeroptera in fluctuating and constant temperature conditions. — Proc. r. irish Acad. (B) **73:** 133—149; Dublin.

Glowacinski, J. (1968): Badania nad fauna jetek okolic Krakowa. — Acta Hydrobiol. **10:** 103—130; Krakow.

Grandi, M. (1951): Contributi allo studio degli „Efemeroidei" italiani. XV. Nuovi Cenidi italiani (*Caenis felsinae* sp. n. e *Caenis valentinae* sp. n.). — Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna **18:** 117—127; Bologna.

Illies, J. (1964): Verbreitungsgeschichtliche Typen bei den Süßwasserinsekten Mitteleuropas. — Faun. Mitt. Norddeutschland **2** (7/8): 174—179; Kiel.

— (1967): Ephemeroptera. — *In:* J. Illies (Hrsg.): Limnofauna Europaea: 220—229; Stuttgart, New York & Amsterdam.

Ikonomov, P. (1961): *Caenis strugaensis* sp. n. = *lychnidensis* Ikon. — Fragm. balcan. **4:** 11—19; Skoplje.

Jacob, U. (1972): Beitrag zur autochthonen Ephemeropterenfauna in der Deutschen Demokratischen Republik. — Diss. 158 S.; Leipzig.

— (1974): Zur Kenntnis zweier *Oxycypha*-Arten Hermann Burmeisters (Ephemeroptera, Caenidae). — Reichenbachia **15:** 93—97; Dresden.

Jaździewska, T. (1971): Mayflies (Ephemeroptera) of the River Grabi. — Polski Pismo entomol. **41:** 243—305; Lwów & Wrocław.

Jensen, C. F. (1956): Ephemeroptera (Døgnfluer). En faunistisk biologisk undersøgelse av Skern Å II. — Flora Fauna **62:** 53—75; Silkeborg.

Keffermüller, M. (1960): Investigations of the fauna of Ephemeroptera in Great Poland. — Poznań Soc. Friends Sci. Dept. Mathem. Nat. Sci. (Sect. Biol.) **19** (8): 1—57; Poznań.

Kimmins, D. E. (1943): A species of *Caenis* (Ephemeroptera) new to Britain, with notes on the nymphs of some other species. — Entomologist **76:** 123—125; London.

— (1954): A revised key to the adults of the British species of Ephemeroptera. — Freshw. biol. Ass. Sci. Publ. No. 15: 1—71; Ambleside.

— (1971): A list of the type-specimens of Ephemeroptera in the British Museum (Natural History). — Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Ent.) **25** (7): 307—324; London.

— (1972): A revised key to the adults of the British species of Ephemeroptera. — Freshw. biol. Ass. Sci. Publ. No. 15: 1—74, 2. ed.; Ambleside.

Kurtze, W. (1974): Synökologische und experimentelle Untersuchungen zur Nachtaktivität von Insekten. — Zool. Jahrb. Abt. Syst. Ökol. & Geogr. Tiere. **101:** 297—344; Jena.

Landa, V. (1959): Jepice — Ephemeroptera. Bestimmungstabellen zur Fauna der CSR, III. Teil, pp. 143—167; Praha.

— (1968): Developmental Cycles of Central European Ephemeroptera and their interrelations. — Acta ent. bohemoslov. **65:** 276—284; Praha.

Lichtenberg, R. (1973): Die Entwicklung einiger charakteristischer Benthosorganismen des „Hallateiches" südlich von Wien. — Ann. naturh. Mus. Wien **77:** 305—311; Wien.

Lingdell, P. E. & K. Müller (1979): Dagsländor i brackvatten. — Ent. Tidskr. **100:** 13; Stockholm.

— & — (1981): The influence of reactor cooling water on the life cycle of *Caenis horaria* L. (Ins.: Ephemeroptera). — Fauna Norlandica **8:** 1—10.

— & — (1982): Mayflies (Ins.: Emphemeroptera) in coastal areas of the Gulf of Bothnia. — *In:*K. Müller (Hrsg.): Coastal Research in the Gulf of Bothnia, pp. 233—242; Den Haag.

Macan, T. T. (1955): A revised key to the nymphs of the British species of the family Caenidae (Ephem.). — Entomologist's Gaz. **6:** 127—142; London.

— (1979): A key to the nymphs of the British species of Ephemeroptera. — Freshw. biol. Ass. Sci. Publ. No. 20: 1—79, 3. ed.; Ambleside.

Mackay, A. P. (1978): Emergence patterns of three species of *Caenis* Stephens (Ephemeroptera: Caenidae). — Hydrobiologia **58** (3): 277—280; Den Haag.

Madsen, B. L., J. Bengtsson & I. Butz (1977): Upstream movement by some Ephemeroptera species. — Arch. Hydrobiol. **81** (1): 110—127; Stuttgart.

Malzacher, P. (1973): Eintagsfliegen des Bodenseegebietes (Insecta, Ephemeroptera). — Beitr. naturk. Forsch. Südwestdtl. **32:** 123—142; Karlsruhe.

— (1976): Nachtrag zur Eintagsfliegenfauna des Bodenseegebietes. — Beschreibung einer neuen Art der Gattung *Caenis* (Insecta, Ephemeroptera). — Beitr. naturk. Forsch. Südwestdtl. **35:** 129—136; Karlsruhe.

— (1981): Beitrag zur Insektenfaunistik Südwestdeutschlands: Ephemeroptera — Eintagsfliegen. — Mitt. entomol. Ver. Stuttgart. **16:** 41—72; Stuttgart.

— (1982): Eistrukturen europäischer Caenidae (Insecta, Ephemeroptera). — Stuttgarter Beitr. Naturk. Ser. A, **356:** 1—15; Stuttgart.

— (1984): Die europäischen Arten der Gattung *Caenis* Stephens (Insecta, Ephemeroptera). — Stuttgarter Beitr. Naturk. Ser. A, **373:** 1—48; Stuttgart.

Mikkola, K. (1972): Behavioural and electrophysiological responses of night-flying insects, especially Lepidoptera, to near-ultraviolet and visible light. — Annls. zool. Fenn. **9:** 225–254; Helsinki.

Mol, A. W. M. (1983): *Caenis lactea* (Burmeister) in the Netherlands (Ephemeroptera: Caenidae). — Entom. Berichten **43:** 119—123; Amsterdam.

— (1985): *Baetis tracheatus* Keffermüller & Lachel en *Caenis pseudorivulorum* Keffermüller, twee nieuwe Nederlandse haften (Ephemeroptera). — Entom. Berichten **45:** 78—81; Amsterdam.

Moon, H. P. (1938): The growth of *Caenis horaria* (L.), *Leptophlebia vespertina* (L.) and *L. marginata* (L.) (Ephemeroptera). — Proc. zool. Soc. London Ser. A, **108:** 507—512; London.

Mothes, G. (1967): Einige Tiergruppen mit geringer Artendichte innerhalb der makroskopischen Bodenfauna des Stechlinsees. — Limnologica **5** (1): 11—21; Berlin.

Müller-Liebenau, I. (1958): *Caenis robusta* Eaton, eine für Deutschland neue Ephemeropterenart. — Gewäss. Abwäss. **22:** 59—65; Krefeld.

— (1960): Eintagsfliegen aus der Eifel. — Gewäss. Abwäss. **27:** 55—79; Krefeld.

Navas, L. (1913): Notas entomológicas 4. Excursiones por los alrededores de Zaragoza. — Boln. Soc. Arag. **12** (5): 61—67; Zaragoza.

Pictet, F. J. (1843—45): Histoire naturelle générale et particulière des Insects Névroptères. Famille des Éphémérines. 300 pp., 47 pl.; Genève & Paris.

Pleskot, G. & E. Pomeisl (1952): Bedeutung der Lichtintensität beim Schlüpfen und bei der Eiablage von aquatischen Insekten, im besonderen von *Torleya belgica.* — Wett. Leben (Sonderh.) **1:** 41—47; Wien.

Poprawska, U. (1960): Ephemeroptera in the reserve of Krajkowo on Warta-river (Province Poznań). — Przyroda Polski Zahodniej **4** (3—4): 156—162; Poznań.

Puthz, V. (1978): Ephemeroptera. — *In:* J. Illies (Hrsg.): Limnofauna Europaea, 2. Aufl.: 256—263; Stuttgart, New York & Amsterdam.

— (1980): Ergebnisse der Albanien-Expedition 1961 des Deutschen Entomologischen Instituts. — 94. Beitrag: Ephemeroptera. — Beitr. Ent. **30** (2): 343—355; Berlin.
RESSL, F. (1970): Über Massenauftreten und Erscheinungslücken einiger Insektenarten im Bezirk Scheibbs (N.Ö.). — Ent. Nachbl. **17**: 29—31; Wien.
RUSSEV, B. (1964): Hydrobiologische Untersuchungen an der Arda und einiger ihrer Nebenflüsse. — Bull. Inst. zool. Mus. Acad. Bulg. Sci. **17**: 5—49; Sofia.
— (1966): Hydrobiologische Untersuchungen der Marica. I. — Fauna Thrakiens **3**: 231—291; Sofia (Bulg. Acad. Sci.).
— (1967): Das Zoobenthos der Donau. — Limnol. Donau **3**: 242—271; Stuttgart.
RUSSEV, B. K. & I. J. JANEVA (1983): The significance of Mayflies (Ephemeroptera, Insecta) as structural constituents of benthic zoocenoses of the Maritsa river. — Hydrobiology **19**: 14—24; Sofia.
RUSSEV, B. K., M. I. NIKOLOVA & M. A. DIMITROVA (1984): Hydrobiological and saprobiological alterations in the Tunja river. — Hydrobiology **22**: 59—73; Sofia.
SAARISTO, M. (1966): Revision of the Finnish species of the genus *Caenis* Steph. (Ephemeroptera). — Ann. ent. Fenn. **32** (1): 68—87; Helsinki.
SAVOLAINEN, E. (1978): Swarming in Ephemeroptera: the mechanism of swarming and the effect of illumination and weather. — Annls zool. Fenn. **15**: 17—52; Helsinki.
SOLDAN, T. (1980): Faunistic records from Czechoslovakia: Ephemeroptera. — Acta ent. bohemoslov. **77**: 143; Praha.
— (1983): Faunistic records from Czechoslovakia: Ephemeroptera. — Acta ent. bohemoslov. **80**: 479; Praha.
SOWA, R. (1973): Taxonomie et écologie de *Caenis beskidensis* sp. n. des Carpates polonaises (Ephemeroptera, Caenidae). — Bull. Acad. pol. Sci. Ser. Sci. Biol. (II) **21** (5): 351—355; Varsovie.
— (1975): Ecology and biography of mayflies (Ephemeroptera) of running waters in the Polish part of the Carpathians. 2. Life cycles. — Acta Hydrobiol. **17**: 319—353; Krakow.
STEPHENS, J. F. (1835): Illustrations of British entomology; or, a synopsis of indigenous insects. — Mandibulata. **6**, 240 pp.; London.
TANASIJEVIĆ, M. (1981): *Caenis robusta* Eaton, 1884 and *Baetopus tenellus* (Albarda, 1878), two new species in Fauna of Ephemeroptera of Yugoslavia. — Godišnjak. biol. Inst. Sarajevu **34**: 167—169; Sarajevo.
THIBAULT, M. (1971): Le dévelopement des Éphéméroptères d'un ruisseau à truites des Pyrénées-Atlantiques, le Lissuraga. — Annls Limnol. **7** (1): 53—120; Paris.
THOMAS, A. G. B. & E. GADÉA (1983): Éphéméroptères du Sud-Est de la France. — II. Catalogue provisoire des espèces recensées. — Annls. Soc. Sci. nat. archéol. Toulon Var. **35**: 151—160.
TIENSUU, L. (1939): A survey of the distribution of mayflies (Ephemerida) in Finland. — Suom. Hyönt. Aikak. **5** (2): 97—124; Helsinki.
TSHERNOVA, O. A. (1928): Neue Ephemeropteren aus Rußland. — Zool. Anz. **75** (11—12): 319—323; Leipzig.
— (1964): Ephemeroptera — Mayflies. — *In:* G. A. BEY-BIENKO (Hrsg.): Keys to the insects of the European part of the USSR. Pt. 1: 110—136; Moskau.
UJHELYI, S. (1966): The mayflies of Hungary with description of a new species *Baetis pentaphlebodes* sp. n. (Ephemeroptera). — Acta zool. Acad. Sci. Hung. **12** (1—2): 203—210; Budapest.
ULFSTRAND, S., L. M. NILSSON & A. STERGAR (1974): Composition and diversity of benthic species collectives colonizing implanted substrates in a South Swedish stream. — Entomologica scand. **5**: 115—122; København.
UZUNOV, J. I., B. K. RUSSEV, S. G. KOVACHEV & I. Y. YANEVA (1981): Species compositions and distribution of the macrozoobenthos of the Maritsa river. — Hydrobiology **14**: 3—15; Sofia.
ZURWERRA, A. & I. TOMKA (1984): Beitrag zur Kenntnis der Eintagsfliegenfauna der Schweiz (Insecta, Ephemeroptera). — Bull. Soc. Frib. Sci. nat. 73 (1/2): 132—146; Fribourg.

Anschrift des Verfassers:

Dr. PETER MALZACHER, Friedrich-Ebert-Straße 63, D-7140 Ludwigsburg.